

Eigenschaften der Dislokationen bei drei Seesternarten der Gattung Astropecten

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
BENNO PABST
von Österreich

Begutachtet von den Herren :
Prof. Dr. Hans Burla
Prof. Dr. Pierre Tardent

Zürich 1986
Zentralstelle der Studentenschaft

Eigenschaften der Dislokationen bei drei Seesternarten der Gattung Astropecten

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

BENNO PABST
von Österreich

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. Hans Burla
Prof. Dr. Pierre Tardent

Zürich 1986
Zentralstelle der Studentenschaft



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507226_0017

Prof. Dr. H. Burla begleitete die Arbeit mit Interesse und Anregungen. Meine Studienkollegen P. Jost, V. Lubini-Ferlin, P. Ochsner, G. Ribi, R. Schärer und H. Vicentini halfen bei der Arbeit unter Wasser sowie mit Ideen und Kritik. Taucheinsätze leisteten auch H. Maag, Taucher am Zoologischen Museum der Universität Zürich, sowie die Studierenden der Geographie A. Schärer (gestorben 1977) und H.-P. Meier. W. Stahel und E. Hörler halfen beim mathematischen Teil der Arbeit. Ihnen allen danke ich für die Unterstützung.

Während dreier Jahre bezog ich ein Doktoranden-Gehalt des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Ein Teil der Feldspesen wurde von der Karl Hescheler-Stiftung sowie von der Georges und Antoine Claraz-Schenkung getragen.

INHALT

	<i>Seite</i>
EINLEITUNG	1
DAS ARBEITSGEBIET	3
MATERIAL UND METHODEN	4
Die Seesterne im Arbeitsgebiet	4
Datenerhebung	5
Datenverarbeitung	7
Simulation des Bewegungsmusters	9
ERGEBNISSE	11
Unversetzte Seesterne	11
Astropecten aranciatus, Sommer 1975	11
Astropecten aranciatus, Sommer 1971 und 1972	12
Astropecten bispinosus, Sommer 1975	13
Astropecten bispinosus, Sommer 1976	15
Astropecten jonstoni, Sommer 1976	15
Zusammenhang zwischen Seesterngrösse und Tagesdistanz	17
Versetzungsversuche	18
Astropecten aranciatus, Sommer 1976	18

A. bispinosus, Sommer 1976	19
Interpretation der Ergebnisse	20
Simulationen	22
Ausbreitung während 100 Tagen	22
Einfluss des Parameters k auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit	23
Wiederbesiedelung von entvölkerten Flächen	24
DISKUSSION	26
ZUSAMMENFASSUNG	30
Anhang	32
A. ABBILDUNGEN	32
B. TABELLEN	62
LITERATURVERZEICHNIS	66

EINLEITUNG

Die Kenntnis des Dislokationsmusters ist von Bedeutung für die Oekologie. Es sind unter anderem die Dichteregulation (Taylor und Taylor, 1977), die Koexistenz mehrerer Arten (Levins und Culver, 1971; Slatkin, 1974; Schärer 1985) und Futtersuchstrategien (Waddington, 1980; Zimmermann, 1979; Schmid 1983), die vom Dislokationsmuster beeinflusst werden.

Die Theorie von Dislokationen ist in zahlreichen Arbeiten abgehandelt (Skellam, 1951; Skellam, 1974; Morisita, 1959; Pielou, 1969; Okubo 1980). Werden solche Theorien in der Praxis angewendet, ergeben sich häufig Probleme. Entweder sind die Modelle unrealistisch (Manly, 1977), oder die räumlichen Gegebenheiten im Biotop der Tiere sind so komplex, dass Analysen nur mit grossem mathematischem Aufwand möglich sind (Manly, 1977). In solchen Fällen helfen Simulationen mittels Computer weiter, so wie sie beispielsweise schon von Siniff und Jessen (1969) und Rohlf und Davenport (1969) durchgeführt wurden.

Es gibt mehrere Möglichkeiten, wie sich Tiere in ihrem Biotop bewegen. In einem Fall nützt jedes Tier nur einen kleinen Teil des Biotops. Es besitzt ein Wohnareal, in dem sich oft noch ein fester Unterschlupf befindet, zu dem das Tier zurückkehrt. In diesem Fall ist die Dispersion der Art im Biotop durch die Dispersion der Heimareale bestimmt. - In einem anderen Fall bewegt sich das Tier im ganzen Biotop. Einfache Modelle gehen davon aus, dass es sich in diesem Fall nach Zufall bewegt. Die Dispersion der Art im Biotop wird dann durch zufällige Dislokation bestimmt. Seesterne der Gattung *Astropecten* gehören in diese Gruppe.

Dislokationen sind ein auffälliges Verhalten von Seesternen der Gattung *Astropecten*. Wahrscheinlich sind sie primär durch die Jagd nach Beutetieren bedingt. Schärer (1978) und Ribi (1978) fanden einen Zusammenhang zwischen dem in 30 Minuten zurückgelegten Weg und der Nahrungsaufnahme bei *A. aranciacus* und *A. bispinosus*. Auch die pro Tag zurückgelegten Wegstrecken werden vom Beutetierangebot beeinflusst. Jost (1979) konnte zeigen, dass bei steigendem Beuteangebot die täglichen Dislokationen kürzer werden.

Neben den ungerichteten Dislokationen treten gerichtete Wanderungen auf. Nojima (1983) zählt bei Seesternen vier Ursachen für Wanderungen auf: Wanderungen im Zusammenhang mit der Reproduktion, dem Futterangebot, ungünstigen Umweltverhältnissen und Biotopwechseln im Verlauf des Wachstums. Er beschreibt die sommerliche Wanderung von *Astropecten latespinosus* ins flache Wasser im Zusammenhang mit der Reproduktion. Pabst und Vicentini (1978) untersuchten die Dislokation der Flachwasserart *A. jonstoni*. Die Tiere wanderten im Mai gerichtet ins flache Wasser. Im Herbst erfolgte eine langsame Rückwanderung ins tiefere Wasser, wo sie vor Winterstürmen besser geschützt sind. Versetzte Seesterne wanderten gerichtet in ihr Biotop zurück.

In der vorliegenden Arbeit beschreibe und vergleiche ich das Dislokationsmuster von *A. aranciacus*, *A. bispinosus* und *A. jonstoni*, wie es während mehrerer Wochen an der "Costa Colostrai" im Südosten von Sardinien protokolliert wurde. Dadurch soll das Zustandekommen der von Ribi et al. (1976) beobachteten zonierten Verteilung erklärt werden. Mit Hilfe von Simulationen versuche ich, die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Population über 100 Tage zu schätzen und die Wiederbesiedlungszeiten für Flächen, von denen alle Seesterne entfernt worden waren, zu ermitteln. Ferner wurden *A. aranciacus* und *A. bispinosus* ins flache Wasser versetzt, um abzuklären, ob diese beiden Arten zu gerichteten Rückwanderungen fähig sind, oder ob diese Fähigkeit auf die Flachwasserart *A. jonstoni* beschränkt ist. Zudem bestand die Erwartung, dass die Dislokationsmuster versetzter Tiere Rückschlüsse auf den Orientierungsmechanismus während der Rückwanderung zulassen.

DAS ARBEITSGEBIET

Das Arbeitsgebiet liegt am südlichen Ende der "Costa Colostrai" im Südosten von Sardinien, Italien (Ribi et al., 1976). Die "Costa Colostrai" ist ein 14 km langer, nach Osten exponierter Sandstrand. Unter Wasser setzt sich der Sandgrund bis in eine Wassertiefe von mehr als 30 m fort. Von 9 m Tiefe an abwärts ist er von lockeren Seegrasbeständen der Art *Zostera marina* durchsetzt. Der Sand besteht vorwiegend aus kristallinem Material und hat eine durchschnittliche Korngrösse von 0,2 mm. Das Profil des Strandes ist typisch für einen Sandstrand des Mittelmeeres: nach ein oder zwei dünenförmigen Erhebungen zwischen 0 und 4,5 m Tiefe fällt der Grund meerwärts stetig ab (Amouroux, 1972). Die Distanz der 10 m Isobathe zum Ufer beträgt ca 500 m.

Bei ruhiger See ist das Wasser im Arbeitsgebiet klar. Die Sichtweite unter Wasser beträgt dann 20 bis 30 m. Zwei Kilometer nördlich der untersuchten Stelle mündet der "Stagno di Colostrai", ein Brackwassersee, der hinter der Küstenlinie liegt. Von dort fließt nährstoffreiches Wasser ins Meer. Dieses kann von küstenparallelen Strömungen, die oft mehrere Tage anhalten, bis ins Untersuchungsgebiet verfrachtet werden, wie mitgeführte Wasserpflanzen aus dem Brackwassersee belegen.

Im Sommer ist das Meer meist ruhig. Die Wassertemperatur erreicht im August 25°C. Im Frühling und Herbst ist das Meer oft aufgewühlt. Winde aus Nordost bis Südost bringen der Küste die grössten Wellen. Die durchschnittliche Wassertemperatur im Winter beträgt 11 bis 12°C. Der Gezeitenhub ist wie überall im Mittelmeer gering.

MATERIAL UND METHODEN

DIE SEESTERNE IM ARBEITSGEBIET

Seesterne der Gattung *Astropecten* sind weltweit verbreitet. Die meisten Arten leben auf sandigem Grund und ernähren sich von wirbellosen Tieren, die im Sand vergraben sind. Die Beute wird ganz in den Magen aufgenommen und verdaut. Auf Nahrungssuche wandern die Seesterne umher und graben sich nur zum Aufnehmen von Nahrung teilweise ein. Während der Ruhepausen bleiben sie vollständig im Sand vergraben und verändern ihren Standort nicht (Burla et al., 1972; Ferlin-Lubini und Ribi, 1978).

Im Mittelmeer ist die Gattung *Astropecten* durch sechs Arten vertreten. Davon kommen im Untersuchungsgebiet drei Arten häufig vor: *Astropecten aranciatus*, *Astropecten bispinosus*, *Astropecten jonstoni*. Eine vierte Art, *Astropecten irregularis*, wurde in vereinzelt Exemplaren gefunden. Die Morphologie der Arten und die geographische Verbreitung ist von Tortonese (1965) beschrieben. Massé (1966) gibt Informationen zur Oekologie der Gattung *Astropecten*.

Astropecten aranciatus ist die grösste der drei Arten. Die Tiere sind massiv gebaut und erreichen einen maximalen Radius R (gemessen vom Mittelpunkt bis zur Armspitze des Tieres) von 25 cm. Ihr Vorkommen beginnt an der "Costa Colostrai" in 5 m Tiefe. Im Untersuchungsgebiet fanden wir im Sommer 1975 im Durchschnitt ein Tier pro 170 m² (Ribi, 1978).

Astropecten bispinosus hat lange schlanke Arme. Im Arbeitsgebiet kommt die Art in drei uferparallelen Tiefenstreifen vor. Im ufernahen Bereich von

1 bis 4 m Tiefe findet man kleine und mittelgrosse Individuen (Radius von 1 bis 6 cm). Von 5 m Tiefe an bis zur Zosteragrenze in 8,5 m Tiefe kommen ausgewachsene Tiere (Radius von 7 bis 12 cm) vor. Die Bestandesdichte betrug in diesem Streifen im Sommer 1975 ein Tier pro 60 m² (Ribi, 1978). Im Winter verschieben sich die beiden Zonen um ca 2 m in die Tiefe. Im Zosterastreifen bis in eine Tiefe von ca 25 m findet man alle Grössen; kleine Tiere sind häufig.

Astropecten jonstoni hat kurze Arme und erreicht einen maximalen Radius R von 7 cm. Die Art kommt an der "Costa Colostrai" im Sommer in einer Tiefe von 1 bis 4 m vor. Im Winter findet man sie ca 3 m tiefer. Pabst und Vicentini (1978) beobachteten eine ähnliche Tiefenverteilung im "Golfo Pevero" im Norden von Sardinien. Die Tiere wanderten dort im Mai gerichtet ins flache Wasser. Die Rückwanderung erfolgte langsam im Laufe des Spätsommers.

DATENERHEBUNG

Alle Beobachtungen wurden mit markierten Tieren durchgeführt. Die Markierungsmethode war die gleiche wie bei Burla et al. (1972): an einem 30 cm langen Faden wurde ein numerierter Plastikring, der einen leichten Auftrieb hatte, befestigt. Das andere Ende des Fadens nähte der Taucher mit Hilfe einer Nadel an einem Arm des Seesterns fest. Diese Markierungsmethode erlaubt es, Tiere wiederzufinden, die im Sand vergraben sind. Bei *A. aranciatus* und bei einzelnen Individuen von *A. jonstoni* hielten die Marken meist während der ganzen Versuchszeit. Dagegen verloren die markierten *A. bispinosus* ihre Marke häufig nach einer Woche, weil sich der Faden aus seiner Verankerung im Seestern löste. Der Grund dafür ist in den dünnen zerbrechlichen Struktur der Arme zu suchen. Schwierigkeiten ergaben sich während Perioden mit starken Strömungen. Die Markierungen verhedderten sich mit angeschwemmten Algen und mussten jeden Tag gereinigt werden.

Zum Wiederfinden der markierten Seesterne steckten Taucher eine quadratische Anlage von 80 m Seitenlänge aus. Ihr Grundraster bestand aus Quadraten von 4 m Seitenlänge. Die Eckpunkte der Quadrate waren durch nummerierte, in den Sand gesteckte Marken gekennzeichnet. Insgesamt hatte die Anlage 400 solcher Quadrate, was einer Fläche von 6400 m² entspricht. Während der Versuche suchten zwei Taucher die Anlage täglich nach markierten Seesternen ab. Zusätzlich wurde ein 20 m breiter Streifen rund um die Anlage nach ausgewanderten Seesternen abgesucht. Seesterne, die sich weiter als 20 m von der Anlage entfernten, wurden nicht mehr protokolliert. Bei den so verlorenen Tieren überwiegen diejenigen mit besonders grossen täglichen Distanzen. Dadurch sind die später berechneten durchschnittlichen täglichen Distanzen etwas kleiner als der wahre Wert.

Zum Vermessen des Fundpunkts jedes Seesterns notierte der Taucher die Nummer des Quadrats, in dem sich der Seestern aufhielt. Anschliessend bestimmte er mit Hilfe einer 2 m langen Messstange die Position des Tieres innerhalb des Quadrates. Die Messung erfolgte von zwei Ecken des Quadrates aus. Die Daten wurden später in Koordinaten eines rechtwinkligen Koordinatensystems umgerechnet.

Im Juli 1975 errichteten wir eine Anlage in einer Wassertiefe von 7,1 bis 8,6 m. Sie diente zur Ermittlung des Dislokationsmusters von ausgewachsenen *A. aranciacus* und *A. bispinosus*. In Abbildung 1 sind die Tiefenlinien und die Verbreitungsgrenze von *Zostera marina* eingezeichnet. Von 38 markierten *A. aranciacus* und 55 *A. bispinosus*, alle markiert, konnten 33 respektive 48 Tiere genügend lang beobachtet werden, um Daten für die Auswertung zu liefern.

Im Juli des folgenden Jahres steckten wir die Anlage in Ufernähe aus. Sie erstreckte sich über die dem Ufer am nächsten liegende Unterwasserdüne in einer Wassertiefe von 1,7 bis 4,4 m. In Abbildung 2 sind das Profil der Düne und die Position der Anlage schematisch dargestellt. Abbildung 3 zeigt die Anlage mit den Tiefenlinien. Die Lage war so gewählt, dass das Dislokationsmuster von *A. jonstoni* und von jungen *A. bispinosus* ermittelt werden konnte. 30 *A. jonstoni* und 20 *A. bispinosus* wurden markiert und während

maximal 18 Tagen beobachtet. Gleichzeitig setzten wir am oberen Rand der Anlage je 10 markierte *A. aranciacus* und *A. bispinosus* aus, die wir in 8 m Wassertiefe, ca 400 m von der Anlage entfernt, gesammelt hatten. Mit ihnen sollte getestet werden, ob eine Rückwanderung in das Ursprungsgebiet stattfindet.

Bereits im Sommer 1971 und 1972 hatten wir Beobachtungen an markierten *A. aranciacus* im "Golfo di Arzachena" in Nordsardinien durchgeführt. Der Ort und die Versuchsbedingungen wurden von Burla et al. (1972) und in der Diplomarbeit von Ferlin (1973) beschrieben. Die Ergebnisse dieser Versuche wurden neu gruppiert, um einen Vergleich mit den Ergebnissen von der "Costa Colostrai" zu erleichtern.

Die Umweltbedingungen für alle Beobachtungen sind in Tabelle 1 festgehalten.

DATENVERARBEITUNG

Die täglichen Dislokationen der Seesterne, das heisst die Ortsveränderungen zwischen Tag N und N+1, wurden als Vektoren dargestellt. Zur Analyse der Dislokationen wurden folgende Grössen der Vektoren betrachtet:

a) die Länge des Tagesvektors. Sie ist die gerade Verbindung zwischen aufeinanderfolgenden Fundpunkten. In der Folge bezeichne ich diese Grösse als Tagesdistanz.

b) die Richtungsänderung zum Vektor des Vortages, das heisst der Winkel zwischen aufeinanderfolgenden Tagesvektoren. Eine Richtungsänderung im Uhrzeigersinn erhielt ein negatives Vorzeichen, eine im Gegenuhrzeigersinn ein positives. Ein Winkel von 0° bedeutet, dass der Seestern in die gleiche Richtung wie am Vortag läuft, 180° zeigt eine Bewegung in die Gegenrichtung an;

c) die Himmelsrichtung der Tagesvektoren.

Anschliessend wurde für jeden Seestern einzeln und für jede Versuchsgruppe der Durchschnittswert der Tagesdistanzen und der Durchschnittswert des Betrages der Richtungsänderungen berechnet. Bei zufälligen Richtungsänderungen ist ein Durchschnittswert von 90° zu erwarten. Ist der Durchschnitt kleiner als 90° , kann auf eine Häufung der Geradeausrichtung geschlossen werden.

Für jede Versuchsgruppe wurden die Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanz, Richtungsänderung und Himmelsrichtung in Histogrammform dargestellt. In das Histogramm der Richtungsänderungen wurde die am besten übereinstimmende zirkuläre Normalverteilung eingezeichnet. Ihre Formel lautet (Batschelet 1965):

$$f(\alpha) = \frac{1}{2\pi I_0(k)} e^{k \cdot \cos(\alpha - \theta)}$$

Sie hat die zwei Parameter θ und k ; θ ist der dem Scheitelpunkt zugeordnete Winkel, k zeigt die Konzentration (=Höhe) der Kurve. Bei den in den Abbildungen 8 bis 10 eingezeichneten Kurven war der Parameter θ immer 0° . Das bedeutet, dass der Scheitel der Normalverteilung bei 0° liegt.

Zur subjektiven Beurteilung des Dislokationsmusters individueller Seesterne wurden die Wege aller Seesterne, die mehr als drei mal wiedergefunden wurden, massstabgetreu gezeichnet. Diejenigen Dislokationsmuster, die mindestens aus vier Tagesvektoren bestanden und die nicht zu häufig durch fehlende Werte unterbrochen waren, sind in den Abbildungen 4 bis 7 zu sehen. Die Unterscheidung von gerichteten und zufälligen Mustern erfolgte subjektiv, da bei der meist kleinen Anzahl von Vektoren statistische Tests nicht anwendbar sind.

Bei den Versuchen mit versetzten Seesternen wurden die Wege gezeichnet. Der Rayleigh-Test (Batschelet, 1965) diente zum statistischen Nachweis einer gerichteten Dislokation.

SIMULATION DES BEWEGUNGSMUSTERS

Dislokationsmuster von Tieren sind in vielen Fällen durch ein Diffusionsmodell beschrieben worden (Skellam, 1951; Morisita, 1959; Pielou, 1969; Okubo, 1980). Dies setzt voraus, dass die Richtungsänderung pro Zeitintervall nach Zufall erfolgt. Bei den Seesternen war diese Bedingung nicht erfüllt, da kleine Winkel häufiger auftraten als grosse. Zur Schätzung der Ausbreitung der Seesterne während mehrerer Monate konnte deswegen die Diffusionsgleichung (Pielou, 1969) nicht angewendet werden. Zur Ermittlung der langfristigen Ausbreitung wurde darum eine Simulation des Dislokationsmusters durchgeführt.

Das Simulationsprogramm für den Computer wurde in Anlehnung an das Verfahren von Siniff und Jessen (1969) erstellt. Die Dislokation der Seesterne lässt sich durch die Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanz und Richtungsänderung beschreiben. Für beide Verteilungen liegen empirisch gewonnene Werte vor.

Das praktische Vorgehen bei der Simulation war wie folgt: auf einer nach allen Seiten offenen Fläche starteten Seesterne an einem bestimmten Punkt. Für jeden Seestern wurde mittels Zufallszahl eine individuelle Laufrichtung bestimmt. Mit Hilfe von weiteren Zufallszahlen wurde aus den empirischen Verteilungen von Tagesdistanzen und Richtungsänderungen pro Tag ein Wertepaar ausgewählt. In jeder Simulation bewegten sich 100 Tiere während 100 Tagen. Täglich wurde für jedes Tier die Entfernung zum Startpunkt berechnet und die Häufigkeitsverteilung dieser Werte an jedem zehnten Tag ausgedruckt.

Welchen Einfluss hat die Häufung der kleinen Richtungsänderungen auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Seesterne? Die beobachteten Häufigkeitsverteilungen der Richtungsänderungen stimmen mit zirkulären Normalverteilungen überein. Um den Einfluss des Parameters k der zirkulären Normalverteilung auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit abzuschätzen, wurden acht Simulationsblöcke mit verschiedenen Häufigkeitsverteilungen der Rich-

tungsänderungen durchgeführt. Die Häufigkeitsverteilungen waren zirkuläre Normalverteilungen mit den k-Werten 0, 0,2, 0,6, 1, 1,4, 2, 3 und 4. Pro Block erfolgten 5 Simulationen zu 100 Tieren über 100 Tage. Der tägliche Weg war konstant 10 m. Ausgedruckt wurde die Durchschnittsentfernung vom Startpunkt nach 10, 50 und 100 Tagen.

Mit Hilfe der Simulation lassen sich Wiederbesiedlungszeiten für Teilflächen von verschiedener Grösse und Form, aus denen die Seesterne entfernt wurden, bestimmen. Diese waren für die Versuchsplanung der Dissertationen von R. Schärer (1985) und P. Jost (in Vorbereitung) nötig. Die für diese Dissertationen gewonnenen Daten konnten dann mit den Prognosen verglichen werden, was einen Rückschluss auf die Genauigkeit des Simulationsmodells ermöglichte. Für die Simulation der Wiederbesiedlungszeiten wurde die Annahme getroffen, dass sich alle Seesterne auf der Teilfläche und in deren weiterer Umgebung nach dem gleichen, empirisch gewonnenen Muster bewegen. Um die Rechenzeit bei der Simulation klein zu halten, wurde nicht die Einwanderung, sondern die Auswanderung aus der Fläche simuliert. Dies ist sinnvoll, weil auf jeder Teilfläche die Anzahl der Seesterne im Mittel gleich bleibt. Das praktische Vorgehen bei der Simulation war folgendes: auf einer Kreisfläche von vorgegebenem Durchmesser wurde der Startpunkt von N Seesternen ($N = \text{Dichte der Seesterne} \times \text{Fläche des Kreises}$) durch Zufallszahlen bestimmt. Anschliessend wurde die Dislokation der Tiere während 60 Tagen simuliert. Die Tiere konnten in die Umgebung des Feldes abwandern und wieder ins Feld zurückkehren. Täglich wurde die Anzahl der auf dem Feld abwesenden Tiere bestimmt. Da Ein- und Auswanderung in eine Fläche im Durchschnitt gleich gross sind, entspricht diese Anzahl der Wiedereinwanderung.

ERGEBNISSE

In diesem Abschnitt werden die bei unversetzten Seesternen beobachteten Dislokationen analysiert. Es soll gezeigt werden, welche Typen von Dislokationen bei den drei Seesternarten vorkommen.

UNVERSETZTE SEESTERNE

Astropecten aranciatus, Sommer 1975

In Abbildung 4 sind die zehn längsten und vollständigsten Dislokationen von *A. aranciatus* im Sommer 1975 zu sehen. Zwei Seesterne bewegten sich geradlinig fort (Nr 23 und 28). Andere Tiere wechselten zeitweise täglich die Richtung, wodurch ein Zufallsmuster entsteht (Nr 1, 4, 13, 14). Bei den Seesternen Nr 6 und 16 finden sich in zeitlicher Abfolge beide Dislokationstypen. So wechselte Seestern Nr 6 nach der Markierung während zwölf Tagen häufig die Richtung. Die darauffolgenden acht Tage zeigen die Tagesvektoren nach Südwest. Bei Seestern Nr 16 änderten die Richtungen der Tagesvektoren zuerst acht Tage stark, um anschliessend sechs Tage lang nach Süden zu zeigen. Ein besonderer Dislokationstyp findet sich bei Seestern Nr 5 und Nr 8. Nr 5 pendelt zwischen dem oberen und unteren Rand der Anlage hin und her. Die Dislokation zwischen den Umkehrpunkten ist gradlinig. Nach 18 Tagen ist das Tier wieder nahe beim Startpunkt angelangt. Die Dislokationen von Seestern Nr 8 gleichen dem von Nr 5,

doch sind drei der gerichteten Abfolgen parallel zur Diagonalen der Anlage und nicht parallel zu deren Seite.

In Tabelle 2 und Abbildung 8 unten ist eine Zusammenfassung von Länge und Richtung der 216 Tagesvektoren von 33 markierten *A. aranciatus* gegeben. Die Tagesdistanz betrug im Durchschnitt 21,9 m, der Maximalwert lag bei 70 m. Der Betrag der Richtungsänderungen zwischen aufeinanderfolgenden Tagesvektoren war im Durchschnitt 73,8°. Die Häufigkeitsverteilung dieser Winkel in Abbildung 8 zeigt, dass die Tiere sich gehäuft geradeaus bewegen. Ein Mass für diese Häufung ist der Parameter k der zirkulären Normalverteilung, mit der die beobachtete Verteilung am besten übereinstimmt. Im vorliegenden Fall ist k gleich 0,7. Die entsprechende zirkuläre Normalverteilung ist im Histogramm eingezeichnet. Abbildung 8 b zeigt, dass keine Korrelation zwischen der Grösse der Tagesdistanz und der Grösse der Richtungsänderung besteht. Die Häufigkeitsverteilungen der Himmelsrichtungen der Tagesvektoren gleicht einer Zufallsverteilung. Dieser Befund zeigt, dass die individuellen Vorzugsrichtungen einzelner Seesterne voneinander unabhängig sind (Abb. 4, Nr 6, 16, 23, 28). Dadurch führen sie nicht zu einer gerichteten Wanderung, sondern zu einer erhöhten Ausbreitungsgeschwindigkeit der Population.

Astropecten aranciatus, Sommer 1971 und 1972

In Burla et al. (1972) sind die Dislokationen von 17 *A. aranciatus* während sechs Tagen beschrieben. Im Gegensatz zur offenen Sandfläche an der "Costa Colostrai" ist der "Golfo di Arzachena", wo die Arbeit von Burla et al. durchgeführt wurde, durch einen Mosaikbiotop gekennzeichnet. Die Beobachtungen erfolgten im Sommer 1971 auf einer zum Teil von Posidonien und Felsen begrenzten Sandfläche von ca 50 m Durchmesser. Die Dislokationen von fünf Tieren sind in der Arbeit von Burla et al. (1972) abgebildet. Alle fünf gleichen Zufallsmustern. In Abbildung 8 (Mitte) und Tabelle 2 der vorliegenden Arbeit sind die Resultate von Burla et al. (1972) neu grup-

piert wiedergegeben, um einen Vergleich mit den Daten von *A. aranciacus* im Sommer 1975 zu erleichtern. Die durchschnittliche Tagesdistanz war mit 8,9 m um 60 Prozent kürzer als an der "Costa Colostrai". Der Betrag der Richtungsänderung war im Durchschnitt $83,2^\circ$. Die Darstellung im Histogramm (Abb. 8, Mitte) zeigt eine schwache Häufung der Werte um die Geradeausrichtung. Der Parameter k der zirkulären Normalverteilung hat den Wert von 0,2. Im Histogramm der Himmelsrichtungen kommt keine Richtung gehäuft vor.

Im Sommer 1972 wurden Beobachtungen auf einer noch stärker gegliederten Fläche im "Golfo di Arzachena" durchgeführt. Kleine Sandflächen waren dort durch "Kanäle" miteinander verbunden (Ferlin, 1974). Die Tagesdistanzen waren im Durchschnitt 5,5 m lang, d.h. um 75 Prozent kürzer als an der "Costa Colostrai". Der Betrag der Richtungsänderungen war im Durchschnitt $86,9^\circ$ und lag damit nahe beim Erwartungswert von 90° bei einem Diffusionsmodell. Die Histogramme von Richtungsänderung und Himmelsrichtung gleichen Zufallsverteilungen (Abb. 8, oben). Die Reduktion der Tagesdistanzen und die zufällige Richtung der Tagesvektoren sind vermutlich eine Folge des Mosaikbiotops. Die Seesterne stiessen ständig an Grenzen, an denen sie entlangliefen oder die sie zur Umkehr zwangen. Individuelle Vorzugsrichtungen konnten dadurch nicht eingehalten werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass mit zunehmender Gliederung des Biotops die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Seesterne abnimmt.

Astropecten bispinosus, Sommer 1975

In Abbildung 5 sind die elf längsten und vollständigsten Dislokationen von markierten *A. bispinosus* im Sommer 1975 zu sehen. Beim subjektiven Vergleich der Dislokationen erkennt man die gleichen Dislokationstypen wie bei den gleichzeitig auf dem gleichen Feld durchgeführten Beobachtungen an *A. aranciacus*. Vier Seesterne (Nr 47, 55, 74 und 78) bewegten sich

gerichtet fort. Andere (Nr 51, 59, 71 und 81) wechselten die Richtung häufig. Nr 78 aus der ersten Gruppe und Nr 52 aus der zweiten fallen durch kurze Tagesdistanzen auf. Auch bei *A. bispinosus* finden sich Tiere, die beide Dislokationstypen in zeitlicher Abfolge aufweisen: Seestern Nr 56 bewegte sich während sechs Tagen nach Südwest. An den darauffolgenden zehn Tage wechselte die Richtung häufig. Seestern Nr 85 bewegte sich zuerst drei Tage nach Nordwest, dann vier Tage nach Nordost. Die letzten drei Tage änderte er die Richtung täglich um rund 90°. Die Seesterne Nr 67 und 70 zeigten einen besonderen Dislokationstyp. Beide Tiere bewegten sich zuerst geradlinig in Richtung Ufer. Dann kehrten sie um und wanderten gerichtet in das Versuchsfeld zurück, wobei Nr 70 bis zur Zosteragrenze gelangte. Dort änderte er dann wieder häufig die Richtung.

In Tabelle 2 und Abbildung 9 oben sind die Resultate zusammengefasst. Die Tagesdistanz betrug im Durchschnitt 17,6 m, der Maximalwert lag bei 62 m. Das Histogramm der täglichen Richtungsänderungen zeigt eine Häufung der kleinen Winkel. Die eingezeichnete zirkuläre Normalverteilung ist die gleiche wie bei *A. aranciatus* 1975 ($k = 0,7$). Das Histogramm der Himmelsrichtungen gleicht einer Zufallsverteilung.

Auffallend ist die Aehnlichkeit der drei Histogramme von *A. bispinosus* (Abb. 9, oben) mit denjenigen von *A. aranciatus* im Sommer 1975 (Abb. 8, unten). Einzig die Tagesdistanzen sind bei *A. bispinosus* um 20 Prozent kleiner, was sich vielleicht durch den Grössenunterschied der Tiere erklären lässt. Der Radius R von *A. aranciatus* war im Durchschnitt 14,2 cm, der von *A. bispinosus* 8,7 cm. Die Beziehung zwischen Körpergrösse und Tagesdistanz wird in einem separaten Abschnitt diskutiert. Die Aehnlichkeit der Dislokationstypen der beiden Arten lässt vermuten, dass die zur Zeit der Beobachtung herrschenden Umweltbedingungen wie Wetter, Futterangebot etc (Ribi, 1978) bei *A. aranciatus* und *A. bispinosus* zu ähnlichen Dislokationstypen führen.

Astropecten bispinosus, Sommer 1976

In Abbildung 6 sind die sieben längsten und vollständigsten Dislokationen von *A. bispinosus* im Sommer 1976 zu sehen. Es sind wie bei allen vorgängig besprochenen Gruppen gerichtete Tagesabfolgen (Nr 42, 51 und 54) und Tagesabfolgen mit häufigen Richtungsänderungen (Nr 48, 56, 58 und 60) vorhanden. Zusätzlich fällt auf, dass die Endpunkte aller Dislokationen nördlich bis östlich des jeweiligen Startpunkts liegen. Auch das Histogramm der Himmelsrichtungen (Abb. 9 Mitte) zeigt, dass Tagesvektoren, die nach Norden oder Osten zeigen, gehäuft vorkommen. Eine mögliche biologische Bedeutung dieses Befundes wird bei den Ergebnissen von *A. jonstoni* erörtert, der ebenfalls dieses Verhalten zeigte. Die durchschnittliche Tagesdistanz war bei *A. bispinosus* 15,1 m, die maximale Tagesdistanz 61 m (Tab. 2). Die Häufigkeitsverteilung der Winkeländerung (Abb. 9) zeigt eine Häufung der kleinen Winkel. Die eingezeichnete zirkuläre Normalverteilung hat einen Parameter k von 0,5.

Astropecten jonstoni, Sommer 1976

Von 25 Dislokationen von *A. jonstoni* sind die 20 längsten und vollständigsten in Abbildung 7 zu sehen. Die gerichteten Dislokationen überwiegen. Nur drei Tiere (Nr 8, 23, 26) zeigen häufige Richtungsänderungen. Seestern Nr 3 bewegt sich in den ersten neun Tagen zufällig, danach acht Tage lang gerichtet. Mit zwei Ausnahmen (Nr 7 und 15) alle gerichteten Strecken nach Norden oder Osten. Diese beiden Besonderheiten der Dislokationen von *A. jonstoni* kommen auch in den Histogrammen (Abb. 10) zum Ausdruck. Die Häufigkeitsverteilung der täglichen Richtungsänderungen zeigt eine Häufung der kleinen Winkel. Die eingezeichnete zirkuläre Normalverteilung hat einen Parameter k von 1,2. Damit ist k grösser als derjenige bei den Beobachtungen von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* (Tab. 2), was eine Folge der Häufung gerichteter Tagesabfolgen ist. Der grosse Wert besagt aber nicht, dass die gerichteten Tagesabfolgen bei *A. jonstoni* grad-

liniger sind als die gerichteten Tagesabfolgen bei *A. aranciacus* und *A. bispinosus*. Das Histogramm der Himmelsrichtungen zeigt wie bei *A. bispinosus* im Sommer 1976 eine Häufung der Vektoren, die nach Norden, zum "Stagno" zeigen.

Wieso kam es zu einer Häufung der Nord- und Ostrichtungen bei *A. bispinosus* und *A. jonstoni*? Die Vermutung lag nahe, dass es sich um eine Reaktion auf Wasserströmungen und Dünung handeln könnte, besonders da das Wetter während der Beobachtungszeit zeitweise unbeständig und windig war, und auf dem Feld wiederholt starke Strömungen beobachtet wurden. In Abbildung 11 sind die beobachteten Himmelsrichtungen der Vektoren an jedem der 17 Beobachtungstage dargestellt. Angaben über Strömung und Dünung zur Zeit des Tauchganges, die in den Tauchprotokollen vermerkt waren, sind ebenfalls in der Abbildung eingetragen. Zwischen dem 23. und 29. Juli beobachteten wir wiederholt starke Strömungen aus Norden. Während dieser Strömungsperiode zeigten die Tagesvektoren der Seesterne gehäuft nach Nord oder Nordost. Anschliessend nahm die Häufung der Nordrichtung kontinuierlich ab. Drei Tage nach der letzten beobachteten Nordströmung, bei sehr ruhigem Wasser, war wieder eine ausgeglichene Verteilung erreicht. Am letzten Beobachtungstag herrschte eine starke Dünung und gleichzeitig eine Nordströmung. Es kam aber nicht zu einer Häufung der Nordrichtungen bei den Tagesvektoren der Seesterne. An diesem Tag dominierte vermutlich die Dünung, die so stark war, dass sie die Seesterne häufig auf den Rücken warf und ihre Aktivitätsdauer reduzierte.

Beim Betrachten von Abbildung 11 sieht man, dass sich *A. bispinosus* und *A. jonstoni* gleich verhielten und sich gehäuft gegen die Strömung bewegten. Die Frage, ob dieses Verhalten eine positive Rheotaxis ist oder ob der hohe Nährstoffgehalt des zugeführten Wassers die Wanderung auslöste, bleibt offen.

Zusammenhang zwischen Seesterngrösse und Tagesdistanz

Abbildung 12 zeigt die Beziehung zwischen Körpergrösse und Tagesdistanz. Die Daten betreffen *A. aranciacus* (Sommer 1975), *A. bispinosus* (Sommer 1975 und 1976) und *A. jonstoni* (Sommer 1976). Betrachtet man jede Gruppe einzeln, so lassen sich keine Relationen erkennen. Dies ist vermutlich eine Folge der kleinen Grössenunterschiede innerhalb der Gruppen. Erst wenn man alle vier Gruppen zusammen betrachtet, erkennt man eine Zunahme der Tagesdistanzen mit zunehmender Körpergrösse der Seesterne. Die Streuung ist über den ganzen Grössenbereich gleich gross. Im beobachteten Körpergrössenbereich von 3 bis 16 cm Radius kommt es zu einer Verdopplung der durchschnittlichen Tagesdistanz.

Die Tagesdistanzen spiegeln nur beschränkt die physiologische Leistungsfähigkeit der verschiedenen Grössenklassen wieder. Die kurzzeitigen Dislokationen, besonders die Richtungsänderungen, die Haltefrequenzen und die Aktivitätsdauer, bestimmen die Tagesdistanz. Diese drei Grössen sind direkt abhängig vom Futterangebot (Schärer, 1978; Ribi, 1978). Die in Abbildung 12 sichtbare Verteilung ist also eher vom Futterangebot bestimmt und weniger von der Physiologie der Arten. Es sind auch Situationen denkbar, bei denen eine negative Korrelation zwischen Seesterngrösse und Tagesdistanz zustande kommt. Wenn zum Beispiel grosse Beutetiere häufiger vorkommen, dann werden die Tagesdistanzen grosser Seesterne kürzer als diejenigen kleiner Seesterne (Jost, 1979).

VERSETZUNGSVERSUCHE

Astropecten aranciacus, Sommer 1976

Abbildung 13 zeigt die Dislokationen der versetzten *A. aranciacus*. Ein Tier wurde nach dem Versetzen nicht mehr gefunden. Von den verbleibenden neun Tieren wanderten sieben in Richtung Tiefe. Zwei Tiere bewegten sich gegen das Ufer: sie wanderten kurz nach dem Aussetzen den uferseitigen Hang der Unterwasserdüne abwärts in das Dünental und blieben dort während der Dauer des Versuches. Für die Neunergruppe kann mit dem Rayleigh-Test eine gerichtete Wanderung bei 5 Prozent Irrtumswahrscheinlichkeit nachgewiesen werden. Vernachlässigt man die beiden Tiere, die im Dünental gefangen blieben, dann ist die Irrtumswahrscheinlichkeit 1 Prozent (Abb. 15). Die durchschnittliche Tagesdistanz ist mit 37,6 m fast doppelt so gross wie bei unversetzten Tieren. Der Maximalwert betrug 96 m (Tab. 2). Es ist die grösste Tagesdistanz, die wir bei einem Seestern der Gattung *Astropecten* beobachtet haben. Die Rückwanderung der Seesterne ist gerichtet. Der Betrag der Richtungsänderungen war im Durchschnitt 39° und war damit etwa halb so gross wie bei unversetzten Tieren (Tab. 2). Auf die Histogrammdarstellung von Tagesdistanz, Winkeländerung und Himmelsrichtung wurde wegen zu wenig Daten verzichtet. Ein markierter Seestern wurde zufällig nach zwei Wochen in seinem Ursprungsgebiet in 7,5 m Tiefe, ca 400 m vom Startpunkt entfernt, wiedergefunden. Dies zeigt, dass *A. aranciacus* gerichtete Ortsveränderungen über mehrere hundert Meter durchführen kann.

A. *bispinosus*, Sommer 1976

Die Dislokation der versetzten *A. bispinosus* sind in Abbildung 14 dargestellt. Alle zehn Seesterne wanderten abwärts. Mit dem Rayleigh-Test lässt sich für die Gruppe ebenfalls eine gerichtete Wanderung nachweisen ($p < 1$ Prozent, Abb. 16). Eine Analyse der Dislokationen während der ersten vier Tage zeigt, dass die Seesterne vom ersten Tag an die Richtung zum Ursprungsort einhielten. Der tägliche Summenvektor der Gruppe wich nur zwischen 2° und 15° von der Optimalrichtung ab. Am ersten Tag streuten die Vektoren etwas mehr (Rayleigh-Test, $p < 5$ Prozent) als an den darauffolgenden Tagen (Rayleigh-Test, $p < 1$ Prozent, Abb. 17).

Die durchschnittliche Tagesdistanz von versetzten Seesternen war mit 17,4 m identisch mit derjenigen von unversetzten Tieren gleicher Grösse (Tab. 2). Dagegen bewegten sich die Tiere gradliniger fort als unversetzte Tiere: der Betrag der Richtungsänderungen zwischen aufeinanderfolgenden Tagesvektoren war im Durchschnitt 34° bei versetzten und 73° bei unversetzten *A. bispinosus* (Tab. 2). Die Häufigkeitsverteilung der Richtungsänderungen lässt sich durch eine zirkuläre Normalverteilung mit einem k -Wert von 3,2 beschreiben. Aus dem Histogramm der Himmelsrichtungen ist ersichtlich, dass nur Richtungen mit einer Komponente in die Tiefe vorkommen (Abb. 9).

Aus den beiden Versuchen lässt sich schliessen, dass *A. aranciatus* und *A. bispinosus* zu einer gerichteten Rückwanderung fähig sind. Es gibt aber Unterschiede bei der Wanderung. Schon beim Aussetzen verhielten sich die Tiere verschieden. Während sich die zehn *A. bispinosus* sofort im Sand vergruben, stoben die zehn *A. aranciatus* in alle Richtungen auseinander. Dabei gelangten vermutlich zwei Tiere in das Dünenal, wo sie während des Versuchs gefangen blieben. Die Rückwanderung der restlichen sieben Seesterne erfolgte schnell und gradlinig. Die Tagesdistanzen waren doppelt so gross wie bei unversetzten Tieren. Anders bei *A. bispinosus*, bei denen die Tagesdistanzen mit denjenigen von unversetzten Tieren gleicher Grösse übereinstimmten (Tab. 2). Der Unterschied beruht wohl darauf, dass

A. bispinosus sich am Aussetzungsort, im Gegensatz zu *A. aranciatus*, in seinem normalen Verbreitungsgebiet befand. Die dort vorkommenden *A. bispinosus* sind zwar kleiner (Tab. 1), aber auch ausgewachsene Tiere werden zuweilen in dieser Tiefenzone angetroffen. *A. aranciatus* wurde dagegen nie in der Flachwasserzone angetroffen, obwohl das Nahrungsangebot mit vielen kleinen Seesternen und grossen *Echinocardium cordatum* für ihn gross wäre. Vermutlich ist die Gefahr, bei einem Sturm an Land gespült zu werden, für die grossen, massiv gebauten Seesterne zu gross: sie verlassen die Flachwasserzone fluchtartig.

Welche Aussagen über den Orientierungsmechanismus sind aufgrund der Ergebnisse der Versetzungsversuche möglich? Anscheinend merkten die versetzten Seesterne sofort, dass sie in einer "falschen" Tiefenzone sind, und begannen mit einer gerichteten Rückwanderung. Die beiden *A. aranciatus*, die hinter der Unterwasserdüne gefangen blieben, geben einen Hinweis auf den Richtungsgeber bei der Rückwanderung. Ihr Verhalten verunmöglichte es ihnen, sich hangaufwärts zu bewegen. Dies legt den Schluss nahe, dass die Hangneigung von den Tieren wahrgenommen wird und als Richtungsgeber dienen kann. Als weiterer Richtungsgeber ist wahrscheinlich die Dünung von Bedeutung (Pabst & Vicentini, 1978; Nishimoto & Herrnkind, 1978).

INTERPRETATION DER ERGEBNISSE

Die Dislokationen von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* zeigen zwei verschiedene Typen der Fortbewegung. Beim einen Typ ändern die Tiere täglich ihre Dislokationsrichtung, beim anderen bleibt die Dislokationsrichtung während mehrerer Tage gleich. Es kommen auch alle Übergänge zwischen den beiden Typen vor. Ich vermute, dass die unterschiedlichen Dislokationstypen eine Reaktion auf das Futterangebot sind. Jost (1979) konnte zeigen, dass die Seesterne bei höherem Futterangebot ihre Dislokationen verkürzen und dass sich dadurch die Seesterndichte lokal erhöht. Bei den

von mir beobachteten Dislokationen waren aber die Futterbedinbgungen für alle Seesterne einer Art und Grössenklasse gleich, trotzdem traten verschiedene Dislokationstypen auf. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass die Seesterne die Futterdichte an ihrem Jagderfolg messen. Bei der geringen Futterdichte und der kleinen Jagdeffizienz von ca 8 Prozent der Seesterne (Ribi, 1978) ist der Jagderfolg stark vom Zufall abhängig. So können beide Dislokationstypen auftreten, weil die Seesterne die Futterdichte verschieden wahrnehmen. Zusätzlich kann die Schwelle, bei der die Tiere den Dislokationstyp ändern, individuell verschieden sein. Dadurch können bei gleicher Futterdichte verschiedene Dislokationstypen in der Population vorkommen, was die Konkurrenz zwischen den Tieren vermindert. Schmid-Hempel (1983) beobachtete bei Ameisen der Gattung *Cataglyphis*, dass Arbeiterinnen des gleichen Nests bei der Futtersuche individuell verschiedene Dislokationstypen haben, die sie zeitlebens beibehalten. Dadurch können die Tiere eines Nests ein breiteres Spektrum des Futterangebots nutzen.

Ein Vergleich der Dislokationen von *A. aranciacus* und *A. bispinosus* im Sommer 1975 zeigt, dass sie sich nur in den durchschnittlichen Längen der Tagesdistanzen unterscheiden. Diese betrug bei *A. aranciacus* 21,9 m und bei *A. bispinosus* 15,1 m. Aus den Daten der "Minutentrackings" und der täglichen Aktivitätsdauer (Ribi, 1978) lässt sich der effektive Weg errechnen, den die Tiere im Durchschnitt pro Tag zurücklegen. Er war bei *A. aranciacus* 52 m und bei *A. bispinosus* 54 m. *A. aranciacus* bewegt sich also im Durchschnitt im Laufe eines Tages geradliniger fort als *A. bispinosus*. Dies ist vermutlich auf die unterschiedlichen Beutetiergrößen zurückzuführen, welche die beiden Arten jagen. Während *A. aranciacus* Jagd auf seltenere grosse Beutetiere macht, "weidet" *A. bispinosus* die häufigeren kleinen Organismen ab. Dislokationen von Jägern sind normalerweise geradliniger als diejenigen von weidenden Tieren (Siniff und Jessen, 1969).

SIMULATIONEN

Die Simulation der Dislokationen der Seesterne während hundert Tagen soll es ermöglichen abzuschätzen, aus welcher Entfernung Seesterne in das Untersuchungsgebiet zuwandern können und wie gross der Austausch der Tiere zwischen den verschiedenen Strandabschnitten ist.

Wenn die Geradeausrichtung bei den Dislokationen gehäuft vorkommt, nimmt die Ausbreitungsgeschwindigkeit gegenüber der reinen Diffusion zu. Dieser Zusammenhang ist qualitativ klar. Die Simulation soll die Grösse dieser Zunahme abschätzen. Der Parameter k der zirkulären Normalverteilung eignet sich als Mass für die Häufung der Geradeausrichtung.

Ausbreitung während 100 Tagen

Abbildung 18 zeigt die berechneten Häufigkeitsverteilungen der Entfernungen vom Startpunkt an jedem zehnten Tag. Die Werte basieren auf den addierten Resultaten von fünf Simulationen zu je 100 Tieren. Die beobachteten Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanzen und Winkeländerungen stammen von *A. aranciacus* im Sommer 1975. Das Ergebnis der Simulation zeigt, dass sich die Tiere am Anfang rasch vom Startpunkt entfernen. Nach zehn Tagen beträgt die maximale Entfernung eines Seesterns bereits 320 m, nach hundert Tagen ist dieser Maximalwert 702 m. 10 Prozent der Tiere sind zu diesem Zeitpunkt nicht weiter als 100 m vom Startpunkt entfernt. Für *A. bispinosus* ergibt sich das gleiche Bild wie für *A. aranciacus*, ausser dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit gegenüber derjenigen von *A. aranciacus* um 20 Prozent reduziert, weil die durchschnittliche Tagesdistanz 20 Prozent kleiner ist, und die Verteilung der Richtungsänderungen derjenigen von *A. aranciacus* entspricht.

Sind diese langzeitigen Prognosen aufgrund von Simulationen sinnvoll? Ihre Schwäche ist die Annahme, dass die Dislokationen während der ganzen

Zeit gleich bleiben. Immerhin ist bei einer Prognosezeit von hundert Tagen im Sommer der Einfluss von jahreszeitlichen Änderungen der Umweltbedingungen gering. Trotz der Einschränkungen erlauben die Simulationen eine Schätzung Ausbreitungsgeschwindigkeit. Nach hundert Tagen sind 90 Prozent der Tiere weniger als 400 m von ihrem Startpunkt entfernt. Vergleicht man diese Ausbreitung mit den Dimensionen der Sandfläche, so sieht man, dass sie verglichen mit der uferparallelen Ausdehnung von neun Kilometern gering ist. Auch mit gerichteten Wanderungen ist diese Distanz für einen Seestern kaum zu überwinden. Nimmt man in Anlehnung an die Beobachtungen eine Tagesleistung von 25 m an, so hätten die Tiere nach 40 Tagen ununterbrochener Wanderung erst einen Kilometer überwunden. Die Seesterne im Gebiet der Mündung des "Stagnos" bilden also sicher eine vom Untersuchungsgebiet unabhängige Population und kommen nicht als Ersatz für im Untersuchungsgebiet durch *A. aranciacus* gefressene Tiere in Frage. - Anders sehen die Verhältnisse in der Ausdehnung der Sandfläche entlang der Falllinie aus. Die 20 m Tiefenlinie liegt ca 800 m vom Ufer entfernt. Diese Distanz kann ein Seestern im Laufe seines Lebens durch Diffusion überwinden.

Einfluss des Parameters k auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit

Um den Einfluss von gehäuften Geradeausrichtungen auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit abzuschätzen, wurden Simulationen mit acht verschiedenen Häufigkeitsverteilungen der Winkeländerungen durchgeführt. Die Häufigkeitsverteilungen waren zirkuläre Normalverteilungen mit k- Werten zwischen 0 und 4 (Batschelet, 1965). Sie sind in Abbildung 19 links oben zu sehen. Als konstante tägliche Distanz wählte ich 10 m. Mit jeder der acht Häufigkeitsverteilungen wurden fünf Simulationen durchgeführt. In Abbildung 19 ist die durchschnittliche Entfernung der Tiere vom Startpunkt am 10., 50. und 100. Tag der Simulation in Abhängigkeit der k- Werte zu sehen. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit nimmt mit zunehmendem k zuerst stark, dann immer schwächer zu. Bei grossen Werten von k (nicht in der Abbildung zu

sehen) bewegen sich die Tiere nur noch geradeaus. Die Entfernung der Tiere vom Startpunkt lässt sich dann nach der Formel "Anzahl Tage nach dem Start mal Tagesdistanz" ermitteln. Grössere Distanzen sind nicht möglich. Die Kurven in Abbildung 19 nähern sich also asymptotisch horizontalen Geraden, die auf der Ordinate durch die maximal möglichen Distanzen zu diesem Zeitpunkt gehen.

Die Kurven in Abbildung 19 können als Korrekturkurven gebraucht werden, um die mittels der Diffusionsgleichung berechneten Ausbreitungsgeschwindigkeiten zu korrigieren: bei Dislokationen mit gehäuften Geradeausrichtungen kann man die Ausbreitungsgeschwindigkeit anhand der einfachen Diffusionsgleichung ohne Drift (Pielou, 1969) berechnen und mit dem entsprechenden Korrekturfaktor multiplizieren. Bei den Dislokationen von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* im Sommer 1975 war der Parameter $k=0,7$ (Tab. 2). Der Korrekturfaktor für die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist nach der Korrekturkurve 1,35. Damit ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit um 35 Prozent grösser der mit der Diffusionsgleichung ermittelte Wert.

Eine analytische Ermittlung der Korrekturkurve wäre wünschenswert, da ein gehäuftes Auftreten der Geradeausrichtung bei Dislokationen von Tieren eher die Regel als die Ausnahme sein dürfte (Baars, 1979; Siniff & Jessen, 1969).

Wiederbesiedelung von entvölkerten Flächen

Für die Versuchsplanung der Dissertation von R. Schärer waren die Wiedereinwanderungsraten von *A. bispinosus* in verschieden grosse Flächen gefragt. In Abbildung 20 sind die simulierten Wiedereinwanderungsraten von *A. bispinosus* für Kreisflächen von 50, 100, 135, 150 und 200 m Durchmesser dargestellt. Die Kurven verbinden die Durchschnitte aus je fünf Simulationen. Da sich die beobachteten Dislokationen von *A. bispinosus* und *A. aranciatus* nur durch die bei *A. bispinosus* um 20 Prozent kleineren

Tagesdistanzen unterscheiden, gelten die Einwanderungskurven auch für *A. aranciacus*, aber für Kreisflächen mit entsprechend grösserem Durchmesser.

Wie gut beschreiben die Simulationen die Wirklichkeit? Aus Versuchen von R. Schärer (1985) liegen Daten über die Einwanderung von *A. bispinosus* in ein Quadrat von 120 m Seitenlänge vor, aus dem die Seesterne abgesammelt worden waren (Tab. 3, Abb. 21). In Abbildung 20 sind die ersten fünf Werte aus Tabelle 4 als Sterne eingezeichnet. Das Quadrat von 120 m Seitenlänge entspricht flächenmässig einem Kreis von 135 m Durchmesser (gestrichelte Kurve). Vier Beobachtungswerte liegen innerhalb der Streuungsbereichs der Kurve, der fünfte ist 17 Prozent kleiner als der Durchschnitt der simulierten Werte.

DISKUSSION

Bei *A. aranciacus* und *A. bispinosus* wechselten Phasen geradliniger Dislokation mit solchen ab, bei denen die Richtung täglich änderte. Baars (1979) fand bei Laufkäfern ähnliche Dislokationstypen. Er untersuchte die Dislokationen der Tiere in einem sandigen Heidegebiet. Einzelne radioaktiv markierte Käfer konnten über mehrere Wochen verfolgt werden. Ihre Dislokationen setzten sich aus zwei Typen zusammen: Perioden mit kurzen Tagesdistanzen und zufälligen Richtungsänderungen wechselten mit Perioden ab, die durch grosse Tagesdistanzen und kleine Richtungsänderungen gekennzeichnet waren. Baars interpretierte den ersten Dislokationstyp als Futtersuche in einer Beuteansammlung, den zweiten als Suche nach neuen Futterkonzentrationen. Durch die geradlinige Fortbewegung können ungünstige Biotope schnell durchquert werden.

Das Futterangebot hat einen grossen Einfluss auf das Dislokationsmuster der Seesterne. Schärer (1978) konnte zeigen, dass die in 30 Minuten zurückgelegte Wegstrecke bei höherer Beutedichte kürzer ist. Die Verkürzung ist auf das häufigere Anhalten zum Aufnehmen der Beute zurückzuführen. Karrer (1978) bestätigte diese Beobachtungen durch ein Experiment. Ribi und Jost (1978) fütterten *A. aranciacus* in einem Gehege im Ueberfluss. Die tägliche Aktivitätszeit sank von 5,7 auf 1,25 Stunden pro Tag. Die Verringerung der Aktivitätszeit bewirkt auch eine Reduktion des täglichen Weges. Jost (1979) verdoppelte die Beutetierdichte in einem 600 m² grossen Areal. Individuen von *A. aranciacus*, die in das Gebiet einwanderten, reduzierten ihre Tagesdistanz auf einen Viertel des ursprünglichen Wertes. Die Seesterndichte stieg innerhalb von sieben Tagen auf das Sechsfache. Die futterabhängige Dislokation bietet den Seesternen Vorteile. Einerseits kön-

nen Futteransammlungen effektiv genutzt werden, und andererseits wird bei Futtermangel die Ausbreitung erhöht, wodurch neue Gebiete erschlossen werden.

Die Anwesenheit von Räubern kann zu einer Abwanderung der Seesterne führen. Im Experiment von Jost (1979) erhöhte sich zwar die Abundanz von *A. aranciacus*, jedoch verringerte sich die Dichte von *A. bispinosus*, der häufig von *A. aranciacus* gefressen wird, auf einen Drittel des ursprünglichen Wertes. Dieses Verhalten reduziert den Räuberdruck auf *A. bispinosus*; zusätzlich vermindert es die zwischenartliche Konkurrenz um Nahrung, die in dem Gebiet gross ist (Ribi, 1978). Mackay und Underwood (1977) beschreiben bei der Napfschnecke *Cellana tramoserica* dichteabhängige Dislokationsmuster. Bei häufigem Zusammentreffen mit Artgenossen ändern die Schnecken ihr Dislokationsmuster und wandern ab. Dieses Verhalten reduziert die intraspezifische Konkurrenz. Wie das Experiment von Jost (1979) zeigt, besteht dieses Verhalten bei *A. aranciacus* nicht. Die Tiere können Aggregationen bilden. Aggregationen findet man bei vielen Seesternarten. Als Beispiele seien *Asterias vulgaris* (Smith, 1940) und *Acanthaster planci* (Dana et al., 1972) erwähnt.

Schmid und Schärer (1981) beobachteten, dass *A. aranciacus* im Untersuchungsgebiet täglich bis zu einem Prozent der Population von *A. bispinosus* frass. Andererseits zeigten mehrjährige Beobachtungen, dass die Dichte von *A. bispinosus* im Untersuchungsgebiet konstant blieb. Da im Untersuchungsgebiet nur ausgewachsene Individuen vorkommen, kann eine Ergänzung der Population durch autochtone Jungtiere ausgeschlossen werden. Die Ergänzung erfolgt durch Zuwanderung aus den umliegenden Gebieten. Als solche kommen die Flachwasserzone, wo viele Jungtiere von *A. bispinosus* zu finden sind, und die Zosterazone im tiefen Wasser in Frage (Ribi et al., 1976). Erfolgt diese Zuwanderung zufällig oder gerichtet? Die vorliegende Arbeit zeigt, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *A. bispinosus*, verglichen mit den Abmessungen des Untersuchungsareals, gross ist. Dies und die Wiederbesiedlungen abgesammelter Flächen (Schärer, 1985), die in wenigen Wochen erfolgt, deuten darauf hin, dass

die Diffusion von *A. bispinosus* die Zuwanderungen erklären können. Smith (1940) beobachtete die Wiederbesiedlung einer Uferpartie durch *Asterias vulgaris*. Auch er kommt zum Schluss, dass sie nicht durch gerichtete Wanderungen, sondern durch Diffusion der Seesterne zustandekommt.

Wie und warum entstehen Wanderungen bei Seesternen? Im Sommer 1976 beobachtete ich bei *A. bispinosus* und *A. jonstoni* eine gerichtete Wanderung. Ein Richtungsgeber, im vorliegenden Fall wahrscheinlich die Strömung, synchronisierte die sonst individuellen Vorzugsrichtungen der Tiere. So entstand aus dem normalen Dislokationsmuster eine gerichtete Wanderung. Nojima (1983) beobachtete bei *Astropecten latespinosus* eine jahreszeitliche Wanderung. Die zweijährigen Seesterne wanderten im Hochsommer aus 3 bis 4 m Tiefe ins flache Wasser. Die Wanderdistanz betrug ca 300 m. Diese Wanderung stand im Zusammenhang mit der Reproduktion: im flachen Wasser trafen die zweijährigen Tiere auf die älteren Jahrgänge. Es entstand eine Aggregation von Tieren, in der es dann zur Eiabgabe kam. Die Larvalzeit von *A. latespinosus* ist mit fünf Tagen sehr kurz. Dadurch driften die Larven nicht weit ab und die frisch metamorphosierten Seesterne findet man in der gleichen Bucht in 3 bis 5 m Wassertiefe. Die Wanderung der zweijährigen Tiere ist ein jährlich zur gleichen Zeit wiederkehrendes Phänomen. Sie hat einen festen Platz im Lebenszyklus dieser Art.

Wanderungen treten auch auf, wenn Tiere in einem Gebiet das Futter aufgebraucht haben. Sie wandern dann ab und sammeln sich entlang der Grenze zu einem Gebiet, wo noch Futter vorhanden ist. Bak und Nojima (1980) beschreiben eine Wanderung dieser Art beim Seeigel *Astropyga radiata*. Nachdem die Seeigel einen Teil einer Zosterawiese kahlgefressen hatten, sammelten sie sich entlang der noch stehenden Zostera an. Diese Aggregation bewegte sich dann wie eine Walze über die restliche Zostera und hinterliess ein abgefrissenes Stoppelfeld. Reese (1966) beschreibt ein gleiches Verhalten bei verschiedenen anderen Seeigelarten. Wanderungen, die auf dem gleichen Mechanismus beruhen, treten auch beim Seestern *Acanthaster planci* auf. Diese Art richtet an den Korallenriffen des Indopazifischen Raums immer wieder Schäden an und war deswegen das Objekt von zahlrei-

chen Forschungsarbeiten. Auffallend waren grosse Aggregationen des Seesternes, die über das Riff wanderten und fast alle Steinkorallen töteten. Viele Hypothesen wurden aufgestellt, um das Zustandekommen der Aggregationen zu erklären. Dana et al. (1972) machten die mechanische Zerstörung der Riffe durch gehäuft auftretende Wirbelstürme für die Massenvermehrung verantwortlich. Laxton (1974) beobachtete, dass die Jungtiere des Seesterns auf der windwärts gelegenen Seite des Riffs aufwuchsen und dann auf die Leeseite des Riffs wanderten. An den Durchgängen zur Leeseite entstanden dadurch Aggregationen von Seesternen. Moor (1977) vermutet, dass nach einem überdurchschnittlich erfolgreichen "settlement" von planktonischen Larven von *Acanthaster* lokal grosse Dichten von Jungtieren entstehen. Diese sind anfänglich nicht sichtbar, weil die Jungtiere in den Hohlräumen der Korallenstöcke leben (Polunin, 1974). Wenn die Tiere heranwachsen, kommt es zu einer lokalen Uebernutzung des Futters und anschliessend zu einer Abwanderung der Tiere. In der Folge entstehen Aggregationen entlang der Grenze zu den lebenden Korallen. Solche Aggregationen können Ausgangspunkte für eine weitere starke Vermehrung der Seesterne sein: Ormond und Campbell (1970) stellten die Hypothese auf, dass eine erfolgreiche Reproduktion der Seesterne nur in Aggregationen möglich ist. So kann die Vermehrung explosiv weitergehen, bis alle Steinkorallen im Riff geschädigt sind und die Population von *Acanthaster* lokal zusammenbricht.

ZUSAMMENFASSUNG

An der Südostküste von Sardinien wurde die Dislokation von *Astropecten aranciacus*, *Astropecten bispinosus* und *Astropecten jonstoni* während zwei bis drei Wochen untersucht. Der Aufenthaltsort der Tiere wurde täglich auf einer 80 mal 80 m grossen Anlage protokolliert. Die Anlage befand sich 1975 in 7 bis 9 m, 1976 in 2 bis 4 m Wassertiefe. 1976 wurden zusätzlich je zehn *A. aranciacus* und *A. bispinosus*, die in 8 m Wassertiefe gesammelt worden waren, auf der Anlage in 2 m Tiefe ausgesetzt und ihre Dislokationen in den darauffolgenden zwei Wochen protokolliert.

Die täglichen Dislokationen der Seesterne wurden als Vektoren dargestellt. Zur quantitativen Analyse der Dislokationen wurden die Längen der Tagesvektoren, die Richtungsänderungen zum Vektor des Vortages und die Himmelsrichtungen der Vektoren berechnet. Für jede Seesterngruppe wurden die Häufigkeitsverteilungen dieser drei Grössen in Histogrammform dargestellt.

Die Geradeausrichtung kommt bei allen Seesterngruppen gehäuft vor. Der Parameter k der am besten mit dem Histogramm übereinstimmenden zirkulären Normalverteilung wurde zur Quantifizierung dieses Sachverhalts verwendet.

Während einer Woche mit starken Strömungen wanderten *A. bispinosus* und *A. jonstoni* gegen die Strömungsrichtung.

Die Dislokationen der drei Seesternarten lassen sich subjektiv in zwei Gruppen einteilen: die einen Tiere bewegen sich mehrere Tage lang geradlinig, die anderen wechseln täglich ihre Dislokationsrichtung. Es kommen Mischformen zwischen beiden Gruppen vor. Bei individuellen Seesternen

können beide Dislokationstypen in zeitlicher Abfolge auftreten. Die Unterschiede werden als Reaktion auf das Futterangebot interpretiert.

Die versetzten Seesterne wanderten gerichtet ins tiefere Wasser zurück. Die Rückwanderungen von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* erfolgen auf verschiedene Art und Weise.

Simulationen mit dem Computer dienten dazu, die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Seesterne während hundert Tagen zu schätzen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und die anderer Arbeiten mit *Astropecten*, die im gleichen Gebiet durchgeführt wurden, deuten darauf hin, dass Dislokationen zur Stabilisierung der Bestandesdichten der Seesterne und ihrer Beutetiere beitragen.

Anhang A

ABBILDUNGEN

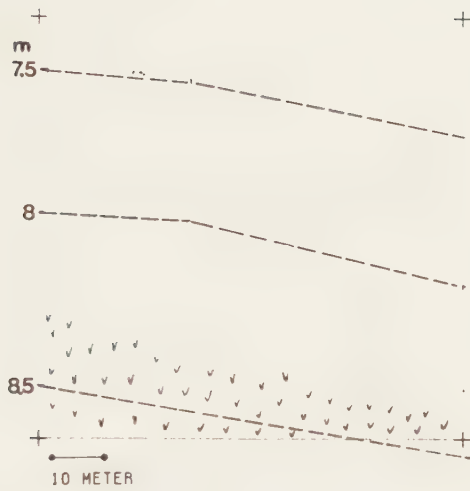


Abbildung 1: Die Tiefenlinien auf der Anlage im Sommer 1975. Von 8,3 m Tiefe an hat es lockere Bestände des Seegrases *Zostera marina*.

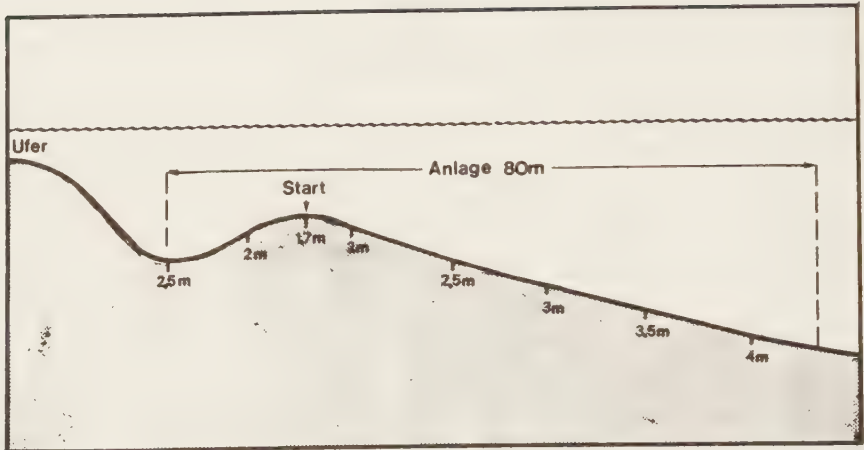


Abbildung 2: Das Uferprofil und die Position der Anlage im Sommer 1976 im Schema. Die Anlage erstreckt sich über die erste uferparallele Unterwasserdüne. Das Gefälle des meerwärts orientierten Hanges beträgt 5 %.

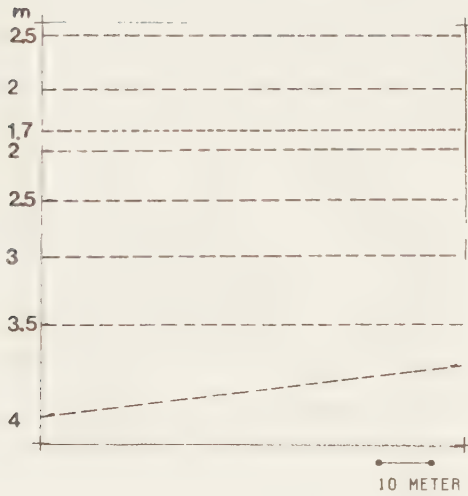


Abbildung 3: Die Tiefenlinien auf der Anlage im Sommer 1976. Die versetzten Seesterne wurden auf der Unterwasserdüne in 1,7 m Tiefe ausgesetzt.

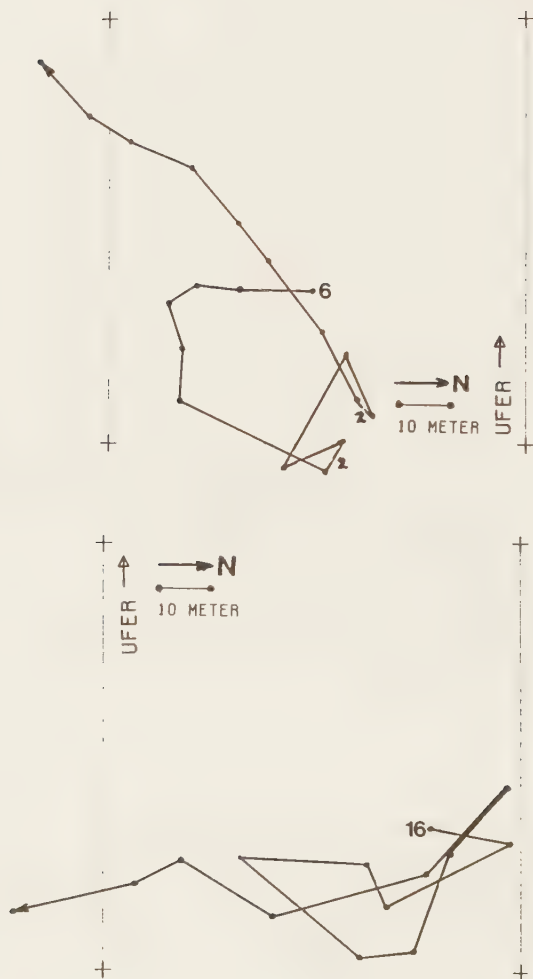


Abbildung 4: Die Dislokationen von zehn ausgewählten *A. aranciacus* im Sommer 1975. Beim Startpunkt ist die Nummer des Seesterns angegeben. Die gestrichelten Strecken fassen mehrere Tagesstrecken zusammen. Die Zahlen daneben geben die Anzahl Tage an.

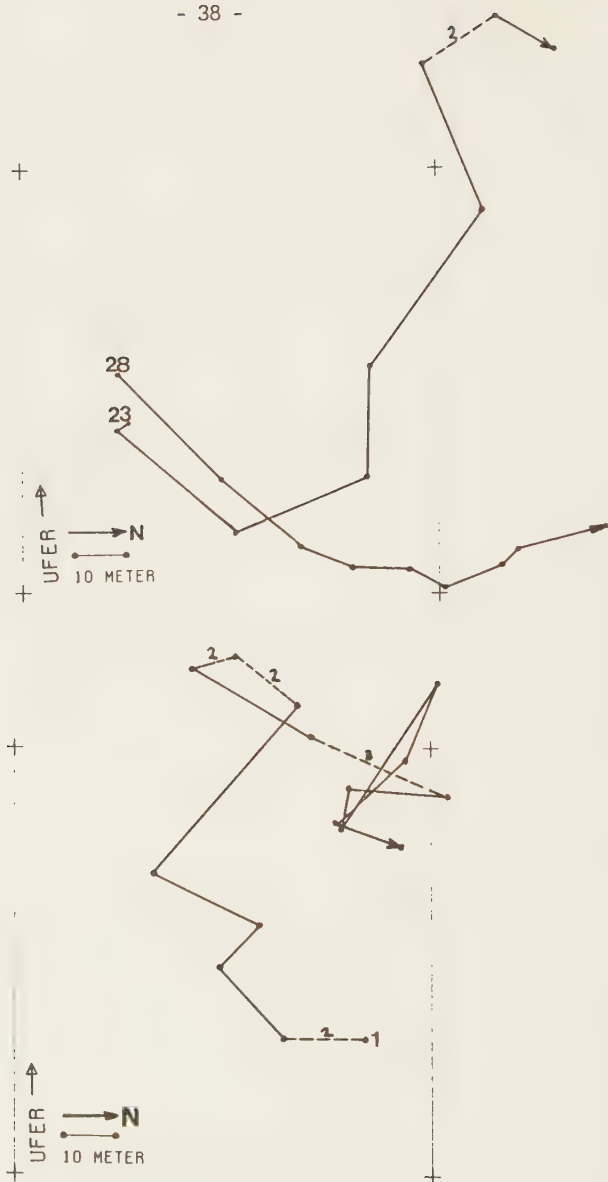


Abbildung 4: (Fortsetzung)

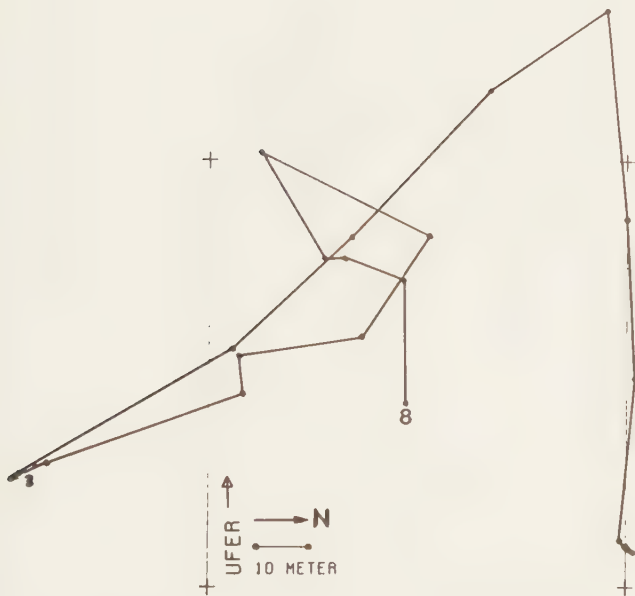
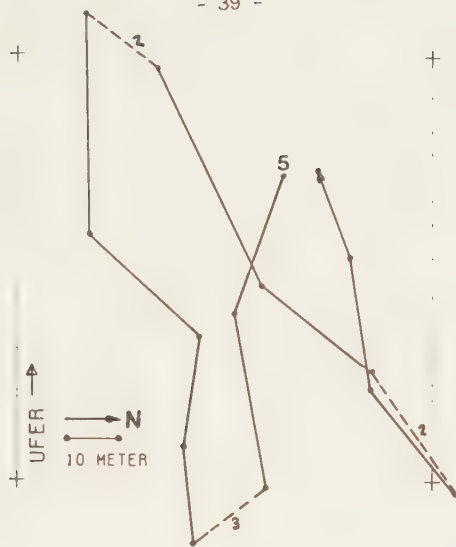


Abbildung 4: (Fortsetzung)

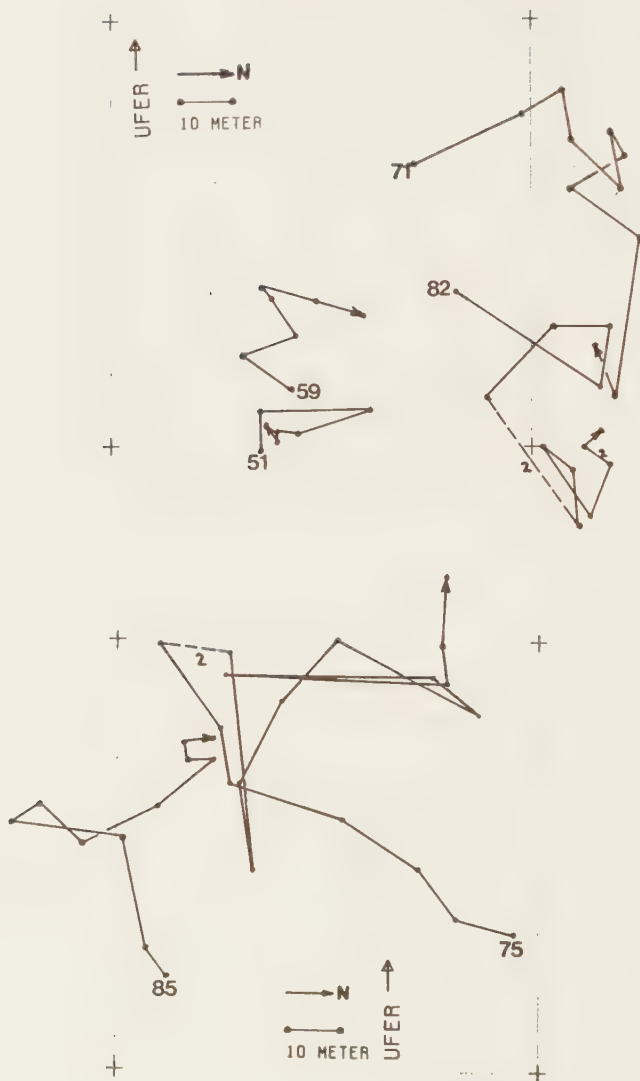


Abbildung 5: Die Dislokationen von zwölf ausgewählten *A. bispinosus* im Sommer 1975. Im Uebrigen wie in Abbildung 4.



Abbildung 5: (Fortsetzung)



Abbildung 6: Die Dislokationen von sieben ausgewählten *A. bispinosus* im Sommer 1976. Im Uebrigen wie Abbildung 4.

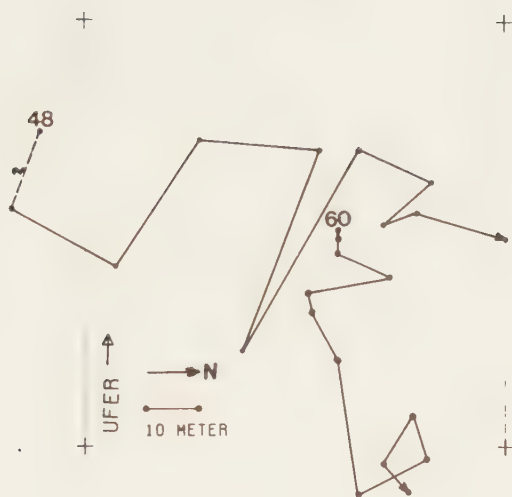


Abbildung 6: (Fortsetzung)

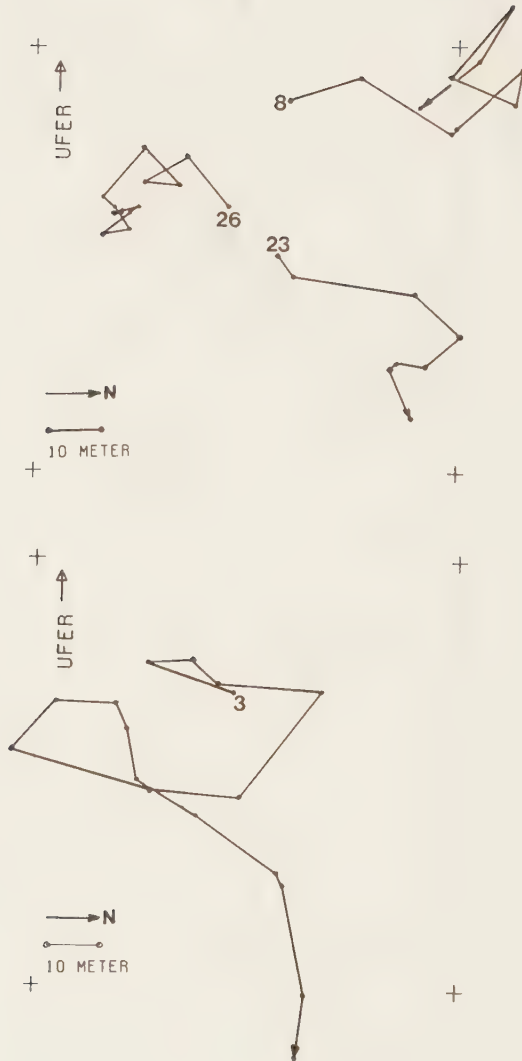


Abbildung 7: Die Dislokationen von zwanzig ausgewählten *A. jonstoni* im Sommer 1976. Im Uebrigen wie Abbildung 4.



Abbildung 7: (Fortsetzung)

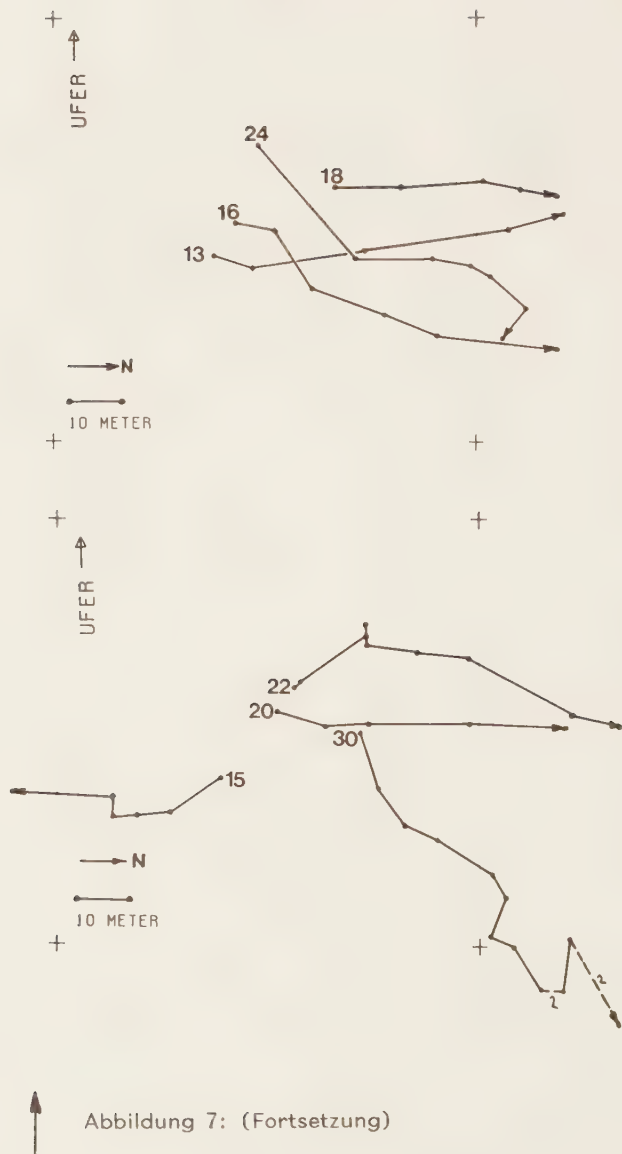
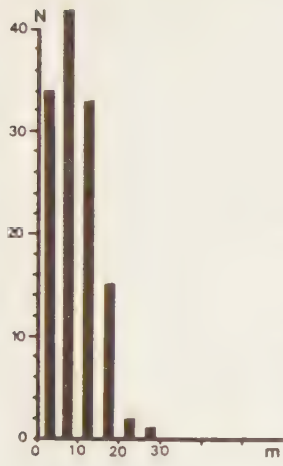


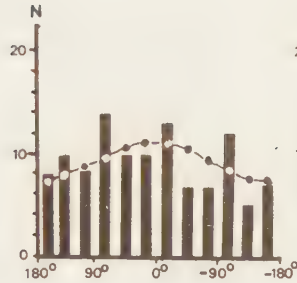
Abbildung 7: (Fortsetzung)

Abbildung 8 a: Dislokationen von *A. aranciacus*: Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanz, Richtungsänderung und Himmelsrichtung. (Seite 47)

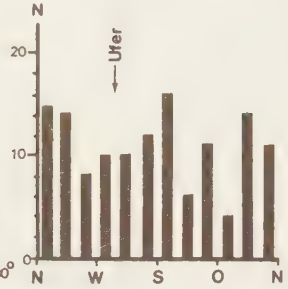
Auf den Ordinaten sind die Anzahl Beobachtungen eingetragen. In die Histogramme der Richtungsänderungen vom Sommer 1971 und 1975 sind zirkuläre Normalverteilungen mit einem Parameter k von 0,2 respektive 0,7 eingezeichnet. Die Histogramme der Himmelsrichtungen gleichen Zufallsverteilungen.



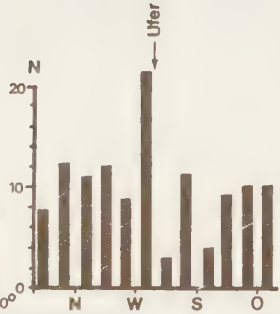
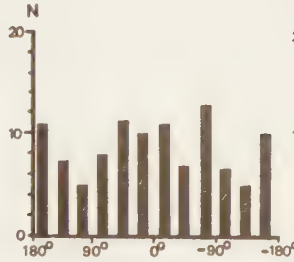
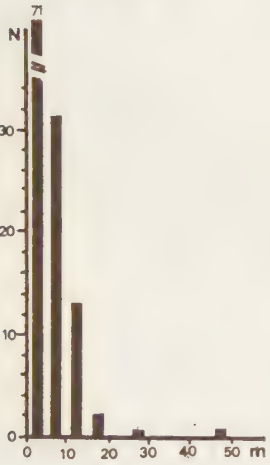
Richtungsänderung



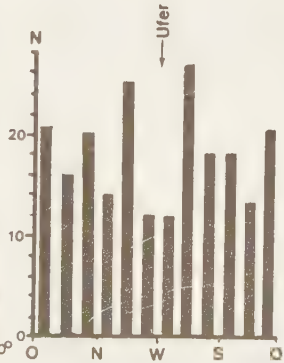
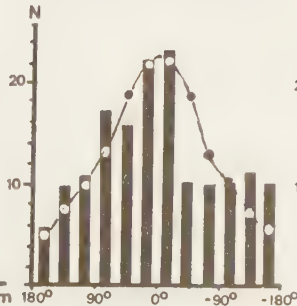
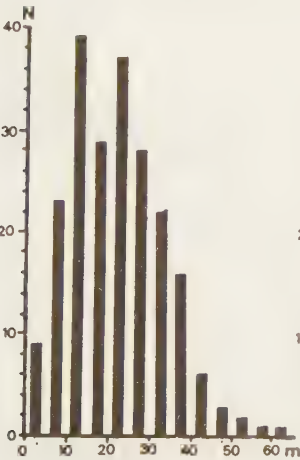
Himmelsrichtung



A. aranciaceus, Sommer 1971



A. aranciaceus, Sommer 1972



A. aranciaceus, Sommer 1975

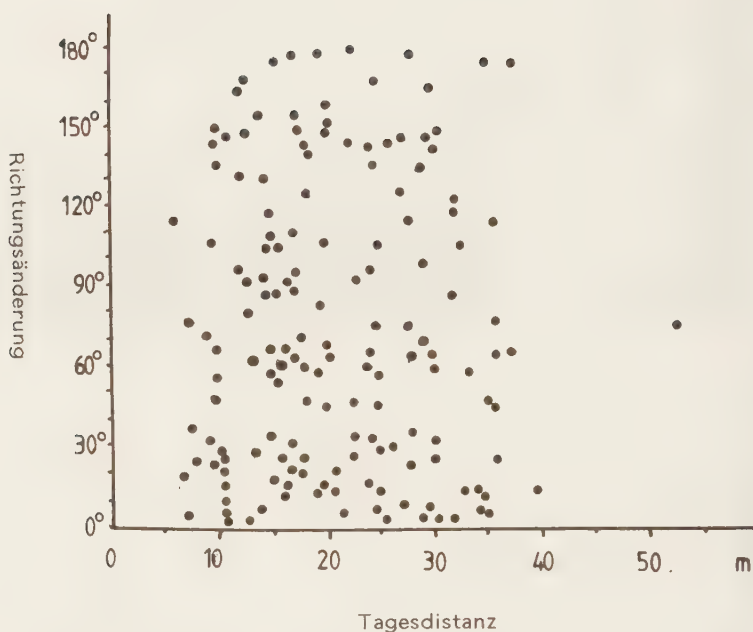


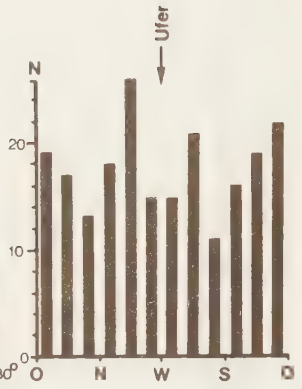
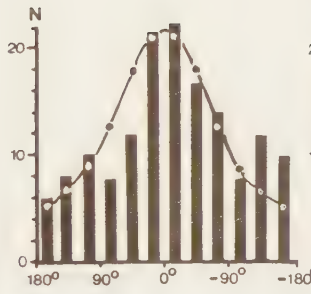
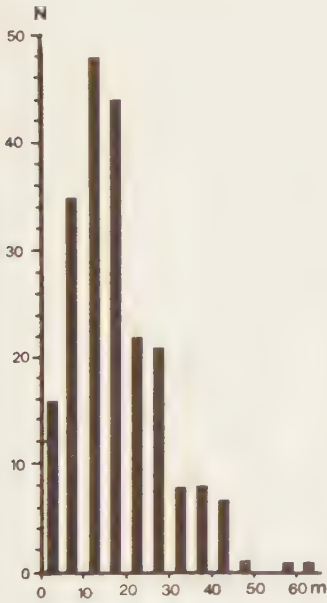
Abbildung 8 b: *A. aranciacus*, Sommer 1975: Korrelation zwischen Richtungsänderung und Tagesdistanz. Es besteht kein Zusammenhang zwischen den beiden Größen.

Abbildung 9: Dislokationen von *A. bispinosus*: Häufigkeitsverteilungen von (Seite 49) Tagesdistanz, Richtungsänderung und Himmelsrichtung. Die in den Histogrammen der Richtungsänderungen eingezeichneten zirkulären Normalverteilungen haben einen Parameter k von 0,7 (oben), 0,5 (Mitte) und 3,2 (unten). Im Sommer 1976 bewegen sich die unversetzten Seesterne gehäuft in Richtung Nord, die versetzten Tiere wandern in Richtung ihres Ursprungsgebietes in die Tiefe.

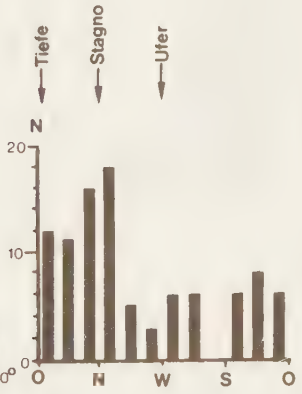
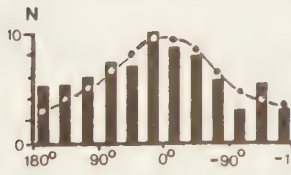
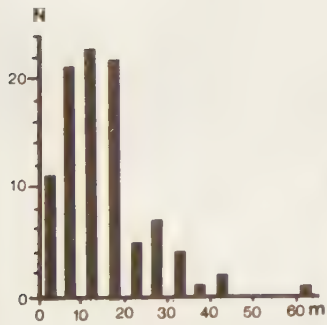
Tagesdistanz

Richtungsänderung

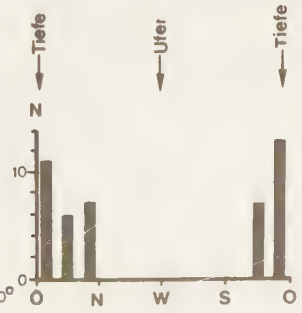
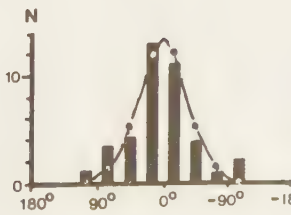
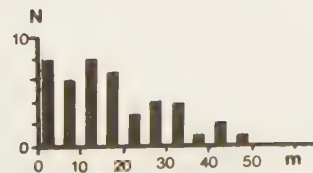
Himmelsrichtung



A. bispinosus, Sommer 1975



A. bispinosus, Sommer 1976



A. bisp.versetzt

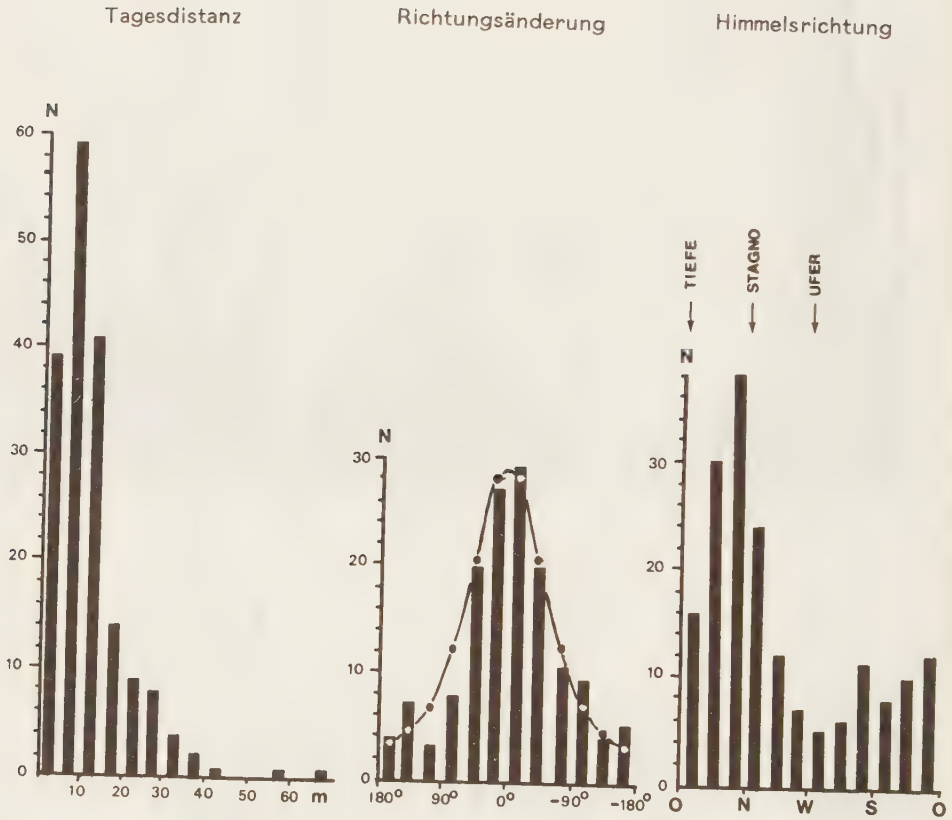


Abbildung 10: Dislokationen von *A. jonstoni*: Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanz, Richtungsänderung und Himmelsrichtung. Die zirkuläre Normalverteilung im Histogramm der Richtungsänderung hat einen Parameter k von 1,2. Die Seesterne bewegen sich gehäuft in Richtung Nord.

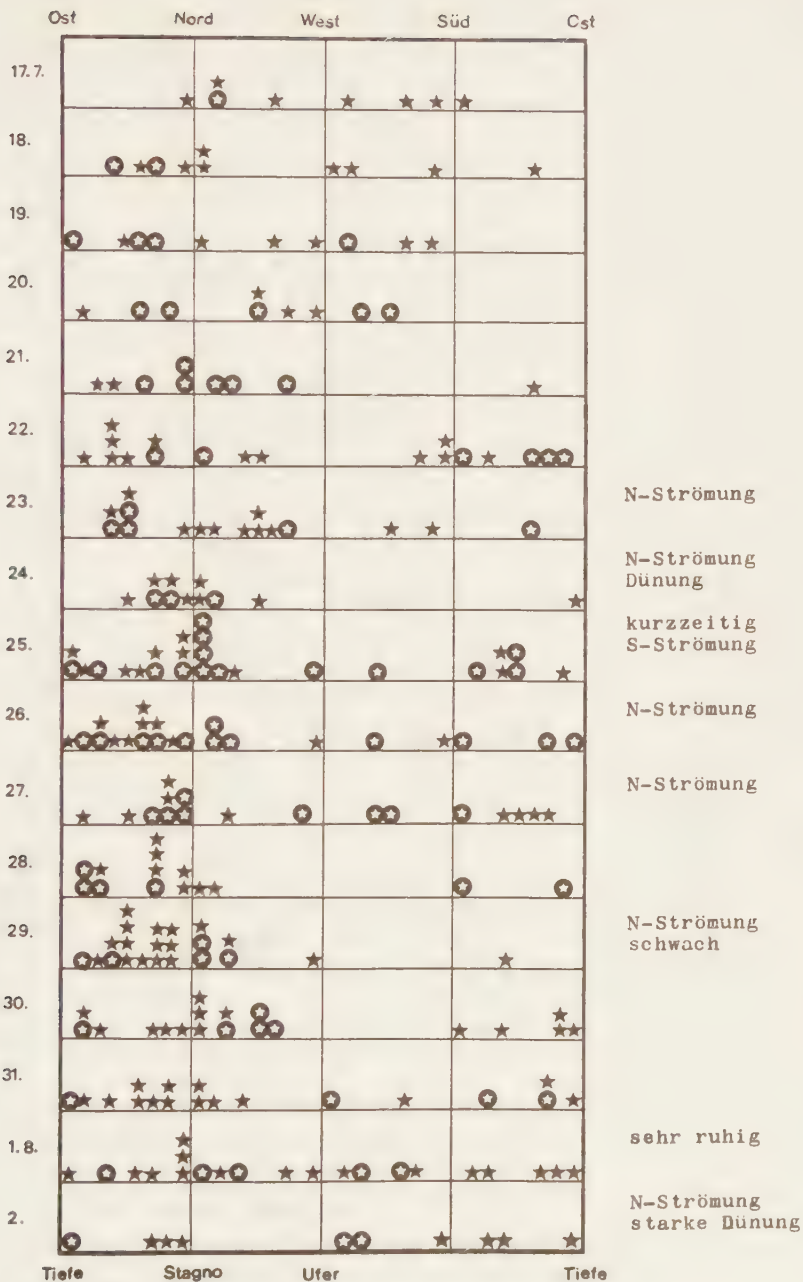


Abbildung 11: Häufigkeitsverteilungen der Himmelsrichtungen der Tagesvektoren von *A. jonstoni* (★) und *A. bispinosus* (⊙) an 17 Versuchstagen im Sommer 1976. Rechts Angaben über die Strömungsverhältnisse.

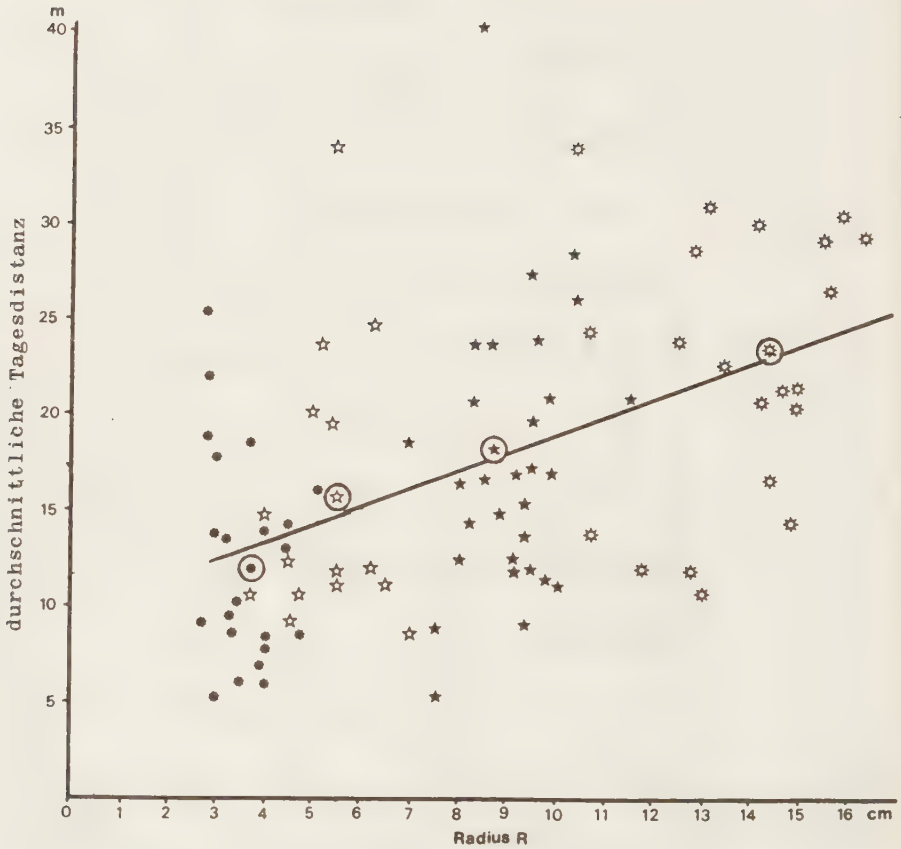


Abbildung 12: Regression der Tagesdistanz auf die Körpergröße. Jeder Punkt ist der Durchschnitt aus mindestens drei Tagesdistanzen eines Seesterns. Die Symbole bedeuten: (•) *A. jonstoni*, Sommer 1976; (★) *A. bispinosus*, Sommer 1975, und (☆) Sommer 1976; (⊛) *A. aranciatus*, Sommer 1975. Die Durchschnittswerte der vier Gruppen sind eingekreist. Die eingezeichnete Gerade wurde aus allen Punkten berechnet.

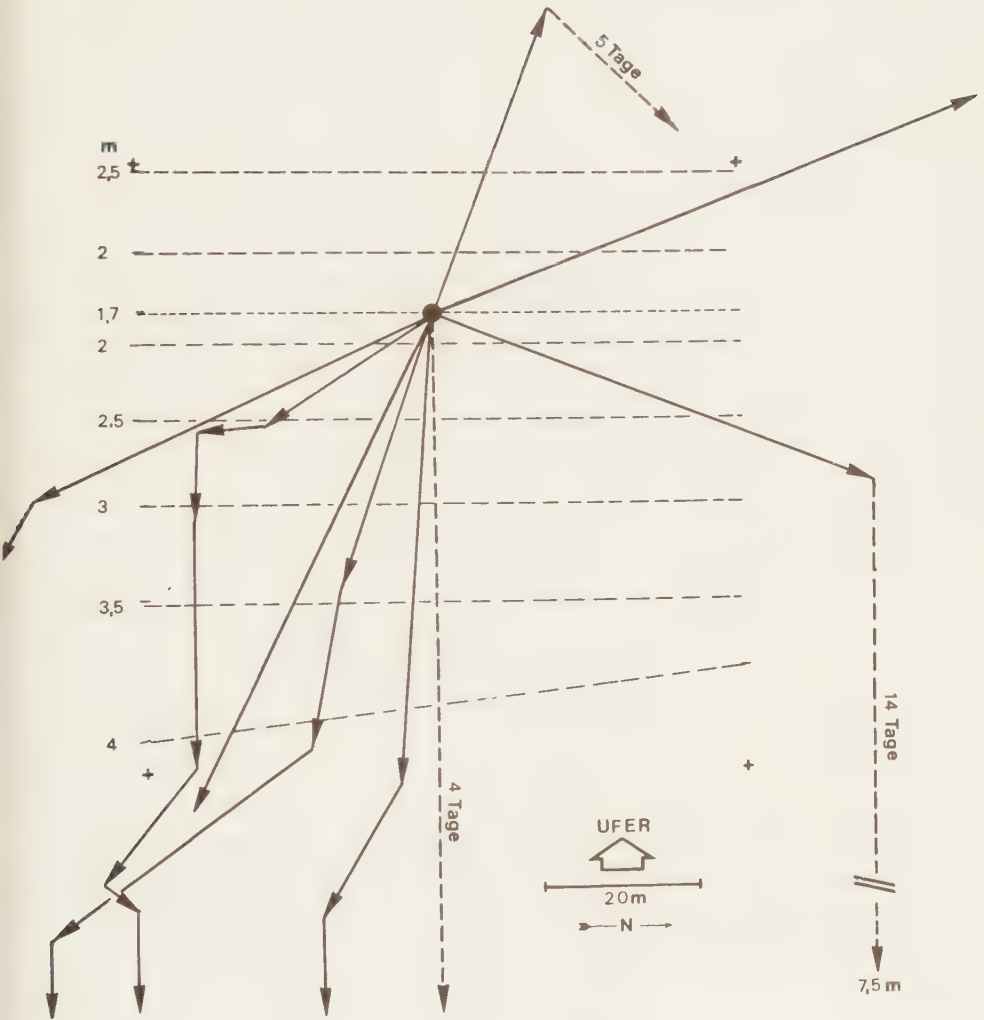


Abbildung 13: Rückwanderung von neun versetzten *A. aranciacus* im Sommer 1976. Die Tiere waren im Osten der Anlage in 7 bis 8 m Wassertiefe gesammelt worden. Die gestrichelten Strecken fassen mehrere Tage zusammen.

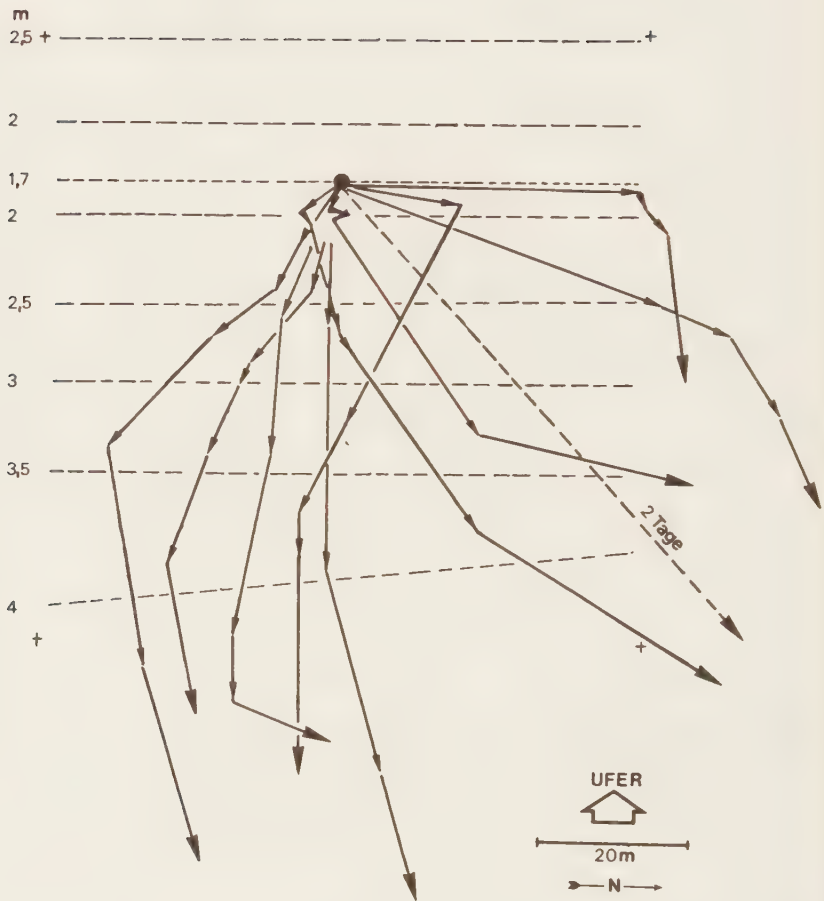


Abbildung 14: Rückwanderung von zehn versetzten *A. bispinosus* im Sommer 1976. Die Tiere waren im Osten der Anlage in 7 bis 8 m Wassertiefe gesammelt worden. Die gestrichelte Strecke fasst mehrere Tage zusammen.

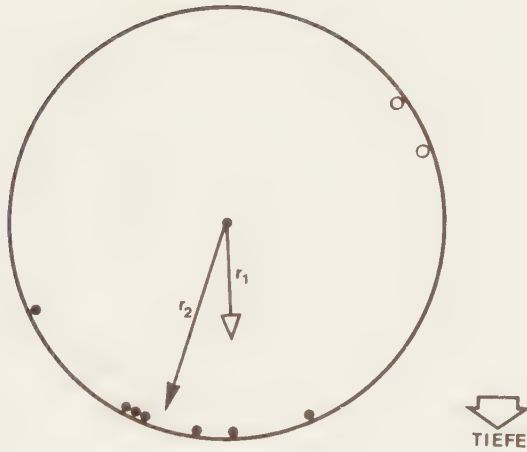


Abbildung 15: Rückwanderung der versetzten *A. aranciacus*. Der Rayleigh-Test zeigt, dass eine gerichtete Wanderung auf dem 5% Niveau gesichert ist (r_1 , $z = 2,9515$). Vernachlässigt man die im Dünental gefangenen Tiere (o), ist die Sicherung 1% (r_2 , $z = 5,748$). z ist die statistische Masszahl des Rayleigh-Tests.

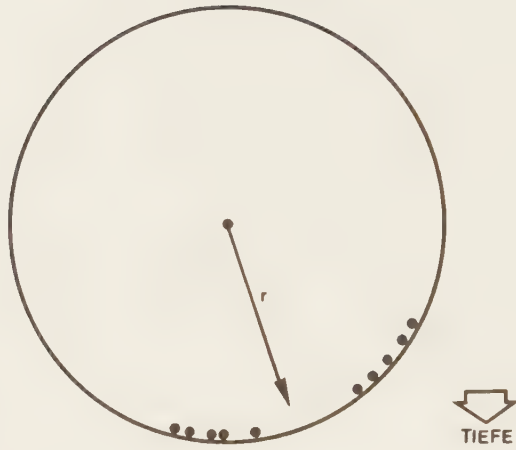
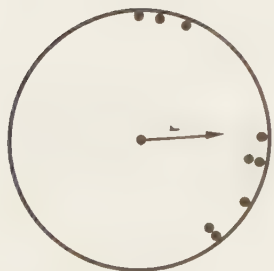


Abbildung 16: Rückwanderung der versetzten *A. bispinosus*. Eine gerichtete Rückwanderung ist mit dem Rayleigh-Test hoch gesichert ($z = 8,002$, $p < 1\%$). z ist die statistische Masszahl des Rayleigh-Tests, p die Irrtumswahrscheinlichkeit.



Tag 1

$z = 3,36, p < 5 \%$



Tag 2

$z = 5,60, p < 1 \%$



Tag 3

$z = 6,61, p < 1 \%$



Tag 4

$z = 5,05, p < 1 \%$

Abbildung 17: Verteilung der Himmelsrichtungen an den ersten vier Tagen der Rückwanderung von *A. bispinosus*. z ist die statistische Masszahl des Rayleigh-Tests, p die Irrtumswahrscheinlichkeit.

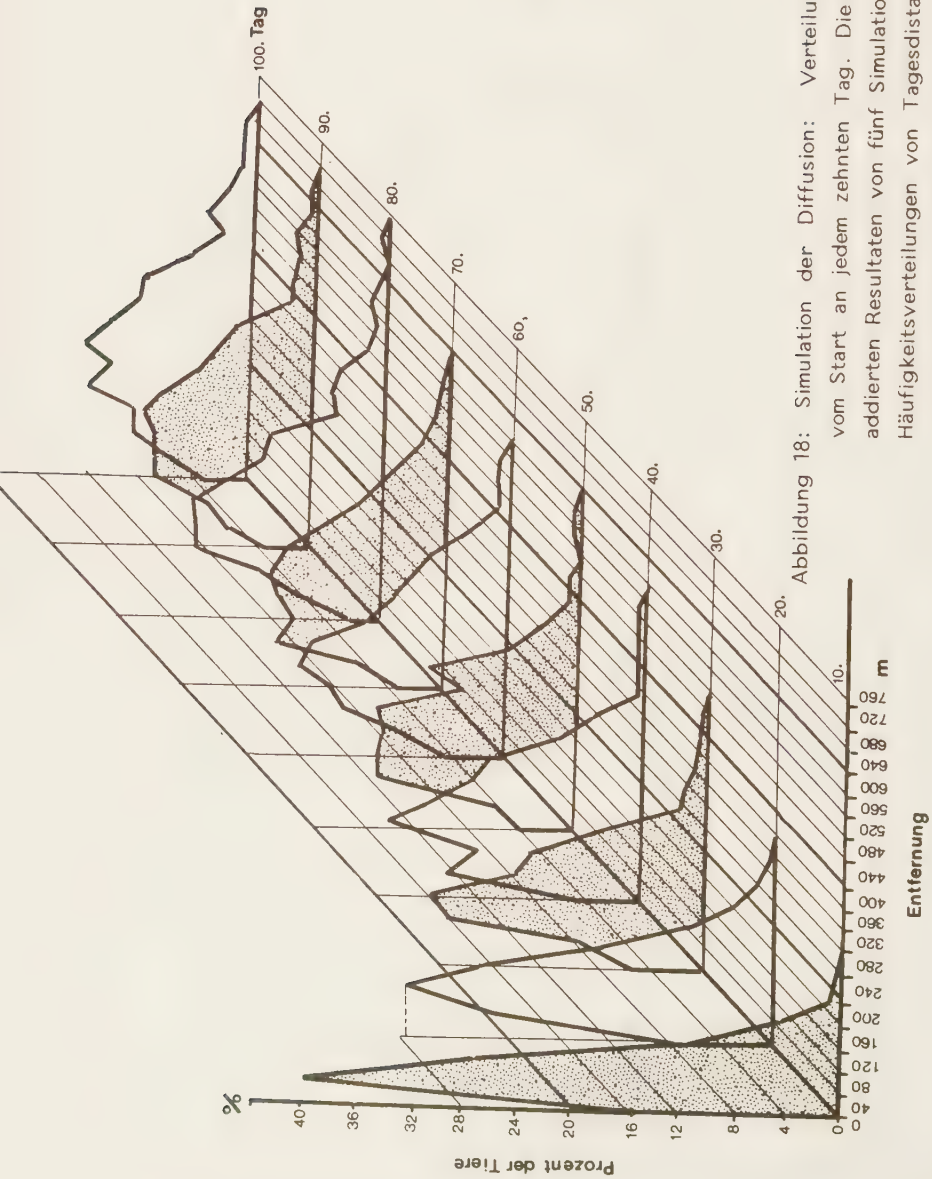


Abbildung 18: Simulation der Diffusion: Verteilungen der Entfernungen vom Start an jedem zehnten Tag. Die Werte basieren auf den addierten Resultaten von fünf Simulationen mit den empirischen Häufigkeitsverteilungen von Tagesdistanz und Winkeländerung von *A. aranciaceus*, Sommer 1975.

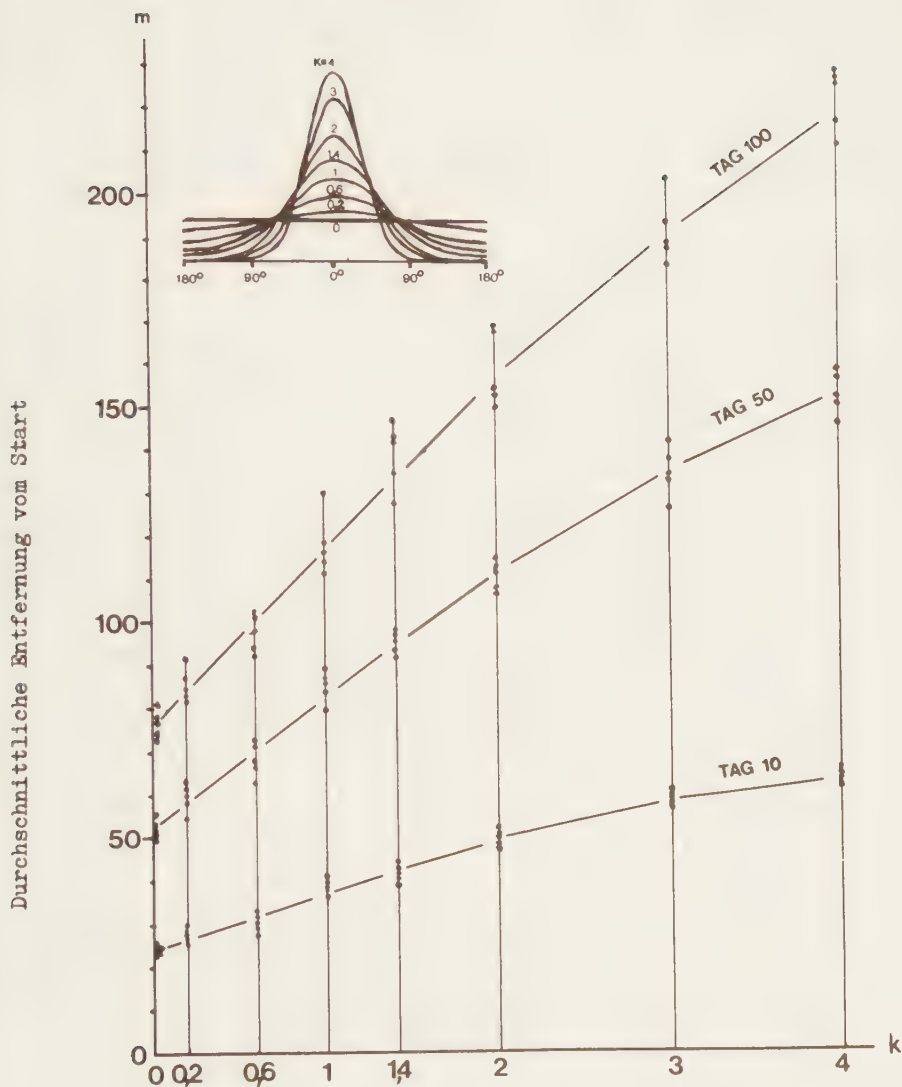


Abbildung 19: Einfluss des Parameters k auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit. Resultate von je fünf Simulationen mit acht verschiedenen zirkulären Normalverteilungen (links oben im Bild). Die Tagesdistanz war konstant 10 m.

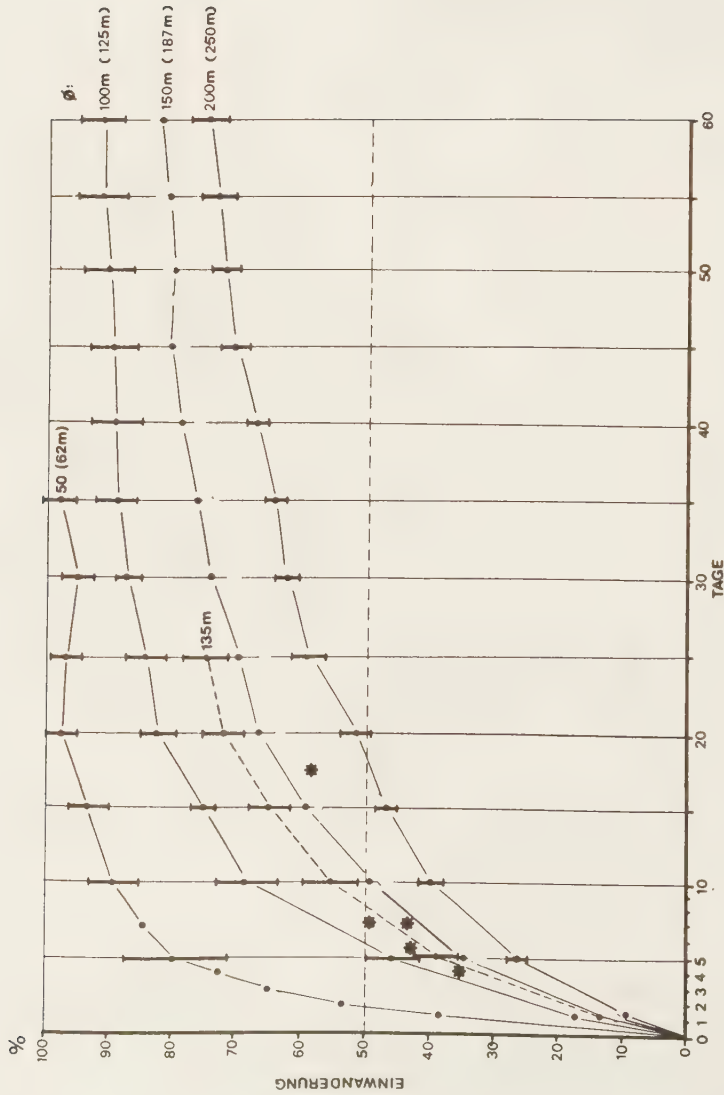


Abbildung 20: Simulierte Wiedereinwanderungen für vier verschiedene grosse Kreisflächen. Die Durchmesser sind am Ende der Verbindungslinien angegeben und gelten für *A. bispinosus*, die Werte in Klammern für *A. aranciatus*. Die fünf Sterne sind Beobachtungswerte für die Einwanderung in ein Feld von 135 m Durchmesser.

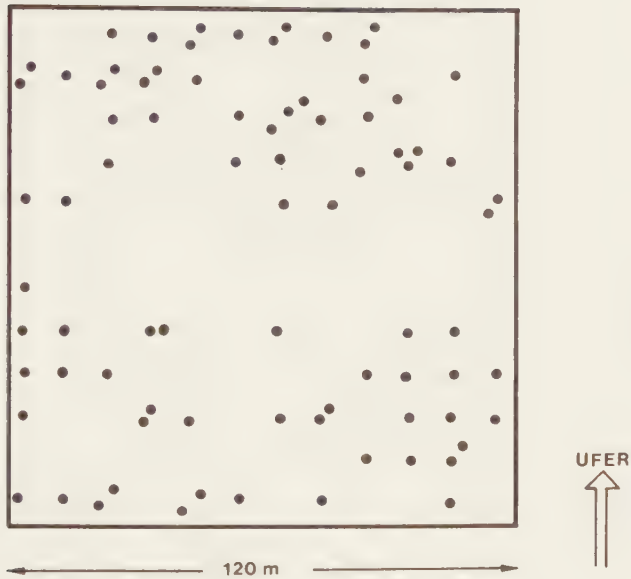


Abbildung 21: Einwanderung von *A. bispinosus* in eine 14400 m² grosse Fläche, aus der die Seesterne entfernt worden waren. Nach 17 Tagen sind 57% der ursprünglichen Anzahl wieder vorhanden. Daten aus der Dissertation von R. Schärer.

Anhang B

TABELLEN

Datum	Ort	Tiefe des Feldes	Art	Grösse Radius r (cm)	Anzahl mark. Tiere	Versetzt
5. 8. bis 11. 8. 1971	Golfo di Arzachena	5 m	A. aranc.	11,0 + 1,1	20 (19)	nein
1. 8. bis 12. 8. 1972	Golfo di Arzachena	5 m	A. aranc.	12,2 + 1,3	16 (13)	nein
28. 6. bis 18. 7. 1975	Costa Colostrai	7,1 bis 8,6 m	A. aranc. A. bisp.	14,2 + 1,8 8,7 + 1,0	38 (33) 55 (48)	nein nein
16. 7. bis 2. 8. 1976	Costa Colostrai	1,7 bis 4,4 m	A. aranc. A. bisp. A. bisp. A. jonst.	15,0 + 1,8 8,8 + 1,0 5,5 + 0,9 3,7 + 0,7	10 (8) 10 (9) 20 (18) 30 (26)	ja (8 → 1,7 m) ja (8 → 1,7 m) nein nein

Tabelle 1: Zusammenfassung der Bedingungen bei den Beobachtungen und Versuchen. Neben der Anzahl markierter Seesterne ist in Klammern die Anzahl der für die Auswertung gebrauchten Tiere angegeben.

Art	Datum	Tagesdistanz (m)			Richtungsänderung (in Grad)		
		N	Durch- schnitt	Maximum	N	Durch- schnitt	k
A.aranciacus	Sommer 1971	131	8,9	25	109	83,2	0,2
A.aranciacus	Sommer 1972	119	5,5	46	105	86,9	0
A.aranciacus	Sommer 1975	216	21,9	70	156	73,8	0,7
A.aranciacus	Sommer 1976 versetzt	17	37,6	96	11	38,7	-
A.bispinosus	Sommer 1975	212	17,6	62	148	72,7	0,7
A.bispinosus	Sommer 1976	97	15,1	61	74	74,2	0,5
A.bispinosus	Sommer 1976 versetzt	44	17,4	48	35	33,7	3,2
A. jonstoni	Sommer 1976	179	11,7	67	148	57,1	1,2

Tabelle 2: Zusammenfassung der Ergebnisse aller Beobachtungs- und Versuchsgruppen. In der Kolonne rechts aussen ist der Parameter k der zur Häufigkeitsverteilung der Richtungsänderungen passenden zirkulären Normalverteilung angegeben; der Parameter θ war immer 0° .

Datum 1979	Zeitdauer in Tagen	Wiedereinwanderung	
		Anzahl	Prozent
26. 6.	4	51	35
13. 7.	17	80	57
18. 7.	5	64	44
25. 7.	7	71	49
1. 8.	7	60	42
8. 8.	7	45	31
14. 8.	7	45	31
25. 8.	11	49	34

Tabelle 3: Wiedereinwanderung von *A. bispinosus* in eine 14400 m² grosse Fläche, aus der alle Seesterne der Art *A. bispinosus* in unregelmässigen Zeitabständen abgesammelt wurden. Die Prozentzahlen beziehen sich auf die ursprüngliche Anzahl von 144 Seesternen. An den letzten drei Sammeldaten nahm die Zuwanderung ab, vermutlich wegen einer Verdünnung der Seesterndichte in der Umgebung des Feldes.

LITERATURVERZEICHNIS

- Amouroux, J.-M., 1972. Données sur la structure et l'instabilité des peuplements infralittoraux de la cote du Roussillon. Thèse, Université de Paris, 192 pp.
- Baars, M. A., 1979. Patterns of movement of radioactive Carabid Beetles. *Oecologia* 44, 125 - 140
- Bak, H. P. und S. Nojima, 1980. Immigration of a tropical sea urchin, *Astropyga radiata* (Leske), in a temperate eelgrass *Zostera marina* L., patch: Its feeding habit and grazing effect on the patch. Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab., Vol. 5 (2), 153 - 169
- Batschelet, E., 1965. Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Washington, D.C.: American Institute of Biological Science (A.I.B.S. Monogr.), 55 pp.
- Batschelet, E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic press, London, 371 pp.
- Burla, H., B. Pabst, V. Ferlin und G. Ribi, 1972. Notes on the ecology of *Astropecten aranciacus*. Mar. Biol. 14, 235 - 241
- Campbell A. C. und R. F. G. Ormond, 1970. The threat of the 'Crown of thorns' starfish *Acanthaster planci* to coral reefs in the Indo-Pacific area: Observations on a normal population in the Red Sea. Biological Conservation, 2 (4), 246 - 251

- Dana, F., W. A. Newman und E. W. Fager, 1972. *Acanthaster* aggregations: interpreted as primarily responses to natural phenomena. Pacific Science 26 (4), 355 - 372
- Ferlin, V. 1973. The mode of dislocation of *Astropecten aranciacus*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 24, 151 - 156
- Ferlin, V., 1974. Aktivitätsperiodik von *Astropecten aranciacus* Linne an der Nordküste von Sardinien zu verschiedenen Jahreszeiten. Diplomarbeit am Zoologischen Museum der Universität Zürich, 25 pp.
- Jost, P., 1979. Entstehung eines Aggregats von Seesternen der Gattung *Astropecten* nach künstlicher Erhöhung der Beutetierdichte. Diplomarbeit am Zoologischen Museum der Universität Zürich, 62 pp.
- Karrer, Ch., 1978. An investigation on the effect of food density on the movement of sea stars of the species *Astropecten bispinosus*. Diplomarbeit am Zoologischen Museum der Universität Zürich, 42 pp.
- Mackay, D. A., and A. J. Underwood, 1977. Experimental studies in the intertidal patellid limpet *Cellana tramoserica* (Sowerby). Oecologia 30, 215- 237
- Manly, B. F. J., 1977. A model for dispersion experiments. Oecologia (Berl.) 31, 119 - 130
- Massé, H., 1966. Contribution à l'écologie du genre *Astropecten*. Linck. Recl. Trav. Stn. mar. Endoume 41, 187 - 191
- Moore, J. R., 1978. Is *Acanthaster planci* an r-strategist? Nature 271, 56 - 57
- Morisita, M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol) 2, 215 - 235

- Nishimoto, R. T. und W. F. Herrnkind, (1978). Directional orientation in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun: Escape responses and influence of wave direction. J. exp. mar. Biol. Ecol., 33, 93 - 112
- Nojima, S., 1983. Ecological studies of the sea star, *Astropecten latespinosus* Meissner. V. Pattern of spatial distribution and seasonal migration, with special reference to spawning aggregation. Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. 7 (1), 1 - 16
- Ochsner, P., 1977. Diäten und Effektivitäten bei der Nahrungssuche der koexistierenden Seesternarten *Astropecten aranciatus* und *Astropecten bispinosus* an der Südostküste von Sardinien, Mittelmeer. Diplomarbeit am zoologischen Museum der Universität Zürich, 33 pp.
- Okubo, A., 1980. Diffusion and ecological problems: Mathematical models. Springer - Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 254 pp.
- Ormond, R. F. G. und A. C. Campbell, 1971. Observations on *Acanthaster planci* and other coral reef echinoderms in the Sudanese Red Sea. Symp. zool. Soc. Lond. 28, 433 - 454
- Pabst, B. und H. Vicentini, 1978. Dislocation experiments in the migrating sea star *Astropecten jonstoni*. Marine Biology 48, 271 - 278
- Pielou, E. C., 1969. An introduction to mathematical Ecology. New York: J. Wiley & Sons, 286 pp.
- Polunin, N. V. C., 1974. Devastation of a fringing coral reef by *Acanthaster*. Nature 249, 589 - 590
- Reese, E.S., 1966. The complex behaviour of echinoderms. In: Physiology of Echinodermata, Ed. R.A. Boolootian. New York: Interscience Publishers, 157 - 207

- Ribi, G., H. Burla und P. Ochsner, 1976. Beobachtungen über Vorkommen, Abundanzen und Körpergrößen von mediterranen Arten der Gattung *Astropecten*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 28, 304 - 317
- Ribi, G. and P. Jost, 1978. Feeding rate and duration of daily activity of *Astropecten aranciacus* (Echinodermata: Asteroidea) in relation to prey density. Mar. Biol. 45, 249 - 254
- Ribi, G., 1978. Einfluss von zwei Seesternarten der Gattung *Astropecten* auf Populationen ihrer Beutetiere. Inaugural-Dissertation, Universität Zürich, 71 pp.
- Rohlf, F.J. und D. Davenport, 1969. Simulation of simple models of animal behavior with a digital computer. J. Theoret. Biol. 23, 400 - 424
- Schärer, R. 1978. Bewegungsaktivität und Beuteaufnahme von *Astropecten bispinosus* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot. Diplomarbeit am Zoologischen Museum der Universität Zürich, 38 pp.
- Schärer, R. 1985. Die Wirkung von Räubertum und Konkurrenz auf die Struktur einer Lebensgemeinschaft zweier Seesternarten in der Natur und im Modell. Inaugural-Dissertation, Universität Zürich, 80 pp.
- Schmid-Hempel, P., 1983. Foraging ecology and colony structure of two sympatric species of desert ants *Cataglyphis bicolor* and *Cataglyphis albicans*. Dissertation, Universität Zürich, 126 pp.
- Schmid, P. H. und R. Schärer, 1981. Predator - prey interaction between two competing sea star species of the genus *Astropecten*. Marine Ecology 2, 207 - 214
- Siniff, D. B. and C. R. Jessen, 1969. A simulation model of animal movement patterns. Adv. in Ecol. Res. 6, 185 - 219

- Skellam, J. G., 1951. Random dispersal in theoretical populations.
Biometrika 38, 196 - 218
- Smith, G. F. M., 1940. Factors limiting distribution and size in the
starfish. J. Fish. Res. Bd. Can. 5(1), 84 - 103
- Tortonese, E. 1965. Fauna d'Italia. Echinodermata. Edizione calderini.
Bologna. 422 pp.
- Zimmermann, M., 1979. Optimal foraging: A case of random movement.
Oecologia 43, 261 - 267

Lebenslauf

Benno Pabst, Oesterreichischer Staatsangehöriger,
geboren am 26. Januar 1949 in Wien.

- 1959 Uebersiedlung mit der Familie in die Schweiz
- 1964 - 1969 Kantonale Oberrealschule Zürich
- 1969 Abschluss mit Matura Typ C
- 1969 - 1974 Zoologiestudium an der Universität Zürich
- 1974 Diplom in Zoologie an der Universität Zürich unter Leitung
 von Prof. Dr. H. Burla
- 1975 Halbassistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich
 und Beginn der Dissertationsarbeit bei Prof. Dr. H. Burla
- 1975 - 1978 Forschungsassistent des Schweizerischen Nationalfond
- ab 1979 Selbständige Erwerbstätigkeit auf dem Gebiete der Paläontolo-
 gie und Zoologie.
- 1985 Promotion

Bei folgenden Dozenten besuchte ich Vorlesungen und Kurse:
R. Bachofen, J. Biegert, E. Batschelet, H. Burla, H. Bolli,
P.S.Chen, C. Claude, C.D.K.Cook, P. Endress, C.H.Eugster,
E. Hadorn, H. Hediger, R. Hunsperger, K. Hünemann,
K. J. Hsu, D. L. Hartel, H. Jungen, St. Kubik, E. Kubli,
E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, I. de Mendoza-Heuer,
R. Nöthiger, H. Oswald, P. Peisl, D. Rast, H. Rieber,
O. Rohweder, J. G. Ramsay, H. Schäppi, H. Schmid,
V. Schmid, J. Schlittler, W. Stumm, P. Tardent, E. Thomas,
R. Trümpy, D. Turner, I. Walker, H. Wanner, R. Wehner,
P. Yodzis, V. Ziswiler

